N° d'Enregistrement
au C. N. R. S.
AO 3888

ARTICLE PRINCIPAL
recouvrant en partie
LA THÈSE DE DOCTORAT ES-SCIENCES NATURELLES
présentée
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS
par

Monsieur Guy JACQUES

pour obtenir
le Grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la Thèse:

ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION) 1965-1969

Soutenue le 8 Janvier 1970, devant la Commission d'Examen:

MM. P. DRACH, Président
J. FELDMANN, Examinateurs
P. BOUGIS, »
A. MOYSE, »
J. BROUARDEL, »

N° d'Enregistrement
au C. N. R. S.

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

LA THÈSE DE DOCTORAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

par

Monsieur Guy JACQUES

pour obtenir

le Grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la Thèse:

ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION) 1965-1969

Soutenue le Janvier 1970, devant la Commission d'Examen:

MM. P. DRACH, Président
J. FELDMANN, Examinateurs
P. BOUGIS, »
A. MOYSE, »
J. BROUARDEL, »

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION)

II - CYCLE DES FLAGELLÉS NANOPLANCTONIQUES (JUIN 1965 - JUIN 1967)

par G. Jacques
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Le cycle des Flagellés nanoplanctoniques est caractérisé par de très brusques variations. Les Cryptophycées, qui forment le groupe dominant, sont particulièrement abondants lors des dessalures.

L'emploi du filet comme moyen de récolte du phytoplancton fit penser, pendant de nombreuses années, que Diatomées et Dinoflagellés représentaient la quasi-totalité du phytoplancton, bien que Lohman ait, dès le début du siècle, attiré l'attention sur les éléments du plancton qui échappent normalement à ce mode de récolte.

Plusieurs auteurs ont, depuis, souligné l'importance de ces éléments dans la productivité océanique : Atkins (1945), Wood et Davis (1956), notamment.

La terminologie dimensionnelle habituelle est la suivante :
— microplancton : au-dessus de 50 μ,
— nanoplancton : de 5 à 50 μ,
— ultraplancton : au-dessous de 5 μ.

Dussart (1965) propose la suppression du terme ultraplancton; il désigne par nanoplancton les organismes inférieurs à 2 μ, par ultramicroplancton ceux de 2 à 20 μ et par microplancton ceux de 20 à 200 μ.

Une partie du nanoplancton, dans son sens classique, est formée de petites Diatomées. Dans le présent travail, je réserverai le terme de « nanoplancton » à l'ensemble des Flagellés autotrophes qui, par leurs dimensions, font partie de l'ultramicroplancton de Dussart.

Le cycle saisonnier de ces Flagellés est rarement décrit et il était intéressant de déterminer l'importance relative des différents groupes par rapport aux Diatomées, dans une région méditerranéenne où, d'après les travaux de Bernard (1938), les Coccolithophoridés prédominent.

MÉTHODES, LIEUX DE PRÉLÈVEMENTS

Les données de ce travail proviennent essentiellement de prises régulières faites entre avril 1965 et mai 1967, à trois points situés respectivement à 1,5, à 6 et 12 milles de Banyuls (localisations exactes dans Bhaud et col., 1967). Quelques autres mesures proviennent de la campagne du « Jean Charcot » dans le golfe du Lion en mars 1966 (Jacques, 1968).

L'eau, prélevée aux immersions standards et additionnée de lugol est mise à sédimenter dans des chambres de 5cc pendant un temps minimum de 3 heures et le nanoplancton est compté, à très fort grossissement, au microscope inversé.

La fixation du matériel altère les structures de certaines algues et rend leur détermination presque impossible, parfois même au niveau de la classe. La détermination précise, sur du matériel vivant sort du cadre de ces recherches.

La présence de plaques calcaires chez les Coccolithophoridés, celle d'une cuticule épaisse et indéformable chez les Cryptophycées rend le comptage aisé. Le reste du nanoplancton est groupé dans la rubrique « autres Flagellés ».

Il est nécessaire d'effectuer les numérations dans le délai le plus bref après le prélèvement; le nombre de cellules identifiables diminue notablement après quelques jours et les comptages perdent beaucoup de signification après plusieurs mois.

COMPOSITION DU NANOPLANCTON

La détermination spécifique étant le plus souvent impossible je ne donnerai qu'un aperçu superficiel de la composition du nanoplancton, réparti en quatre groupes qui n'ont pas d'homogénéité systématique.

1°) Flagellés divers

Ce groupe hétérogène comprend une majorité de Chlorophycées des genres *Pyramimonas* et *Platymonas*, des Chrysophycées (mis à part les Coccolithophoridés) et, enfin, à certaines époques, des Euglénophycées du genre *Eutreptia* dont la densité ne dépasse pas quelques milliers de c/l. Dans quelques prélèvements estivaux, *Solenicola setigera*, épibionte sur la Diatomée *Dactyliosolen mediterraneus*, est très abondante : 200 000 c/l.

2°) Silicoflagellés

Les deux espèces *Dictyocha fibula* et *Distephanus speculum* sont régulièrement présentes, la seconde prédominant, avec des maximums hivernaux de 2 à 3 000 c/l.

3°) Coccolithophoridés

Les individus rencontrés le plus fréquemment sont de petite taille; ils appartiennent au genre *Coccolithus* (principalement *Coccolithus huxleyi* ?). Parmi les grandes formes les plus caractéristiques, on trouve fréquemment l'espèce *Syracosphaera pulchra;* viennent ensuite les espèces *Acanthoica quattrospina, Calyptrosphaera oblonga, Rhabdosphaera stylifer, Scyphosphaera apsteinii* et *Hymenomonas roseola.*

4°) Cryptophycées

Ce groupe d'algues est, quantitativement, le plus représenté à Banyuls.

Il me paraît utile de rappeler les caractéristiques des Cryptomonadacées, principale famille des Cryptophycées. La cellule est de forme assymétrique avec, en vue latérale, le bord dorsal convexe et le bord ventral concave. Il existe souvent un sillon vestibulaire, d'où partent deux flagelles légèrement inégaux.

La pigmentation de ces organismes est variable avec une dominance dans le brun. La nature de ces pigments est mal connue mais des analyses spectrophotométriques et chromatographiques récentes (Allen et col., 1959; Haxo et Fork, 1959; Oh'Eocha et Raftery, 1959) indiquent la présence de pigments chromoprotéiques semblables à des phycobilines, à côté des chlorophylles *a* et *c* (Riley et Wilson, 1967), ce qui les éloignerait des Dinophycées.

L'uniformité d'organisation rend la subdivision difficile et, seules, quelques espèces ont été bien décrites; la présence d'amidon qui masque les structures internes et le fait qu'on trouve généralement ces algues en faible quantité sont les raisons qui expliquent le manque de connaissance des différentes espèces (Pringsheim, 1944).

L'espèce la plus souvent trouvée dans le plancton marin est le *Rhodomonas baltica* (Karsten, 1898). Certaines Cryptomonadacées de Banyuls peuvent être rapprochées de l'espèce représentée par Margalef et Herrera (1964) et caractérisée par une proéminence sur le côté dorsal ainsi que par l'extrémité acuminée opposée aux flagelles. Ces auteurs pensent qu'il s'agit là du *Rhodomonas baltica*; pourtant, sa morphologie évoque plus d'autres espèces décrites par Conrad et Kufferath (1954) dans leur ouvrage important sur les Flagellés saumâtres, tels le *Cryptomonas semilunaris* et quelques autres espèces du même genre.

Les individus trouvés à Banyuls sont de petite taille : 7 μ de long et 3,5 μ de large sont leurs dimensions habituelles.

RÉPARTITION DANS LE GOLFE DU LION EN MARS 1966

Pour les 94 échantillons de cette campagne, les Cryptophycées représentent numériquement 55 % des Flagellés, les autres Flagellés 40 % et les Coccolithophoridés 5 % seulement.

Le nanoplancton est peu abondant dans la bordure sud du golfe (fig. 1, p. 21) qui correspond à une zone de divergence et à un plancton « océanique » riche en Diatomées. Par contre ils se multiplient de façon remarquable dans les eaux superficielles de l'aire de dilution du Rhône, qui recouvre une grande partie du golfe. Au large des côtes catalanes, les populations nanoplanctoniques sont

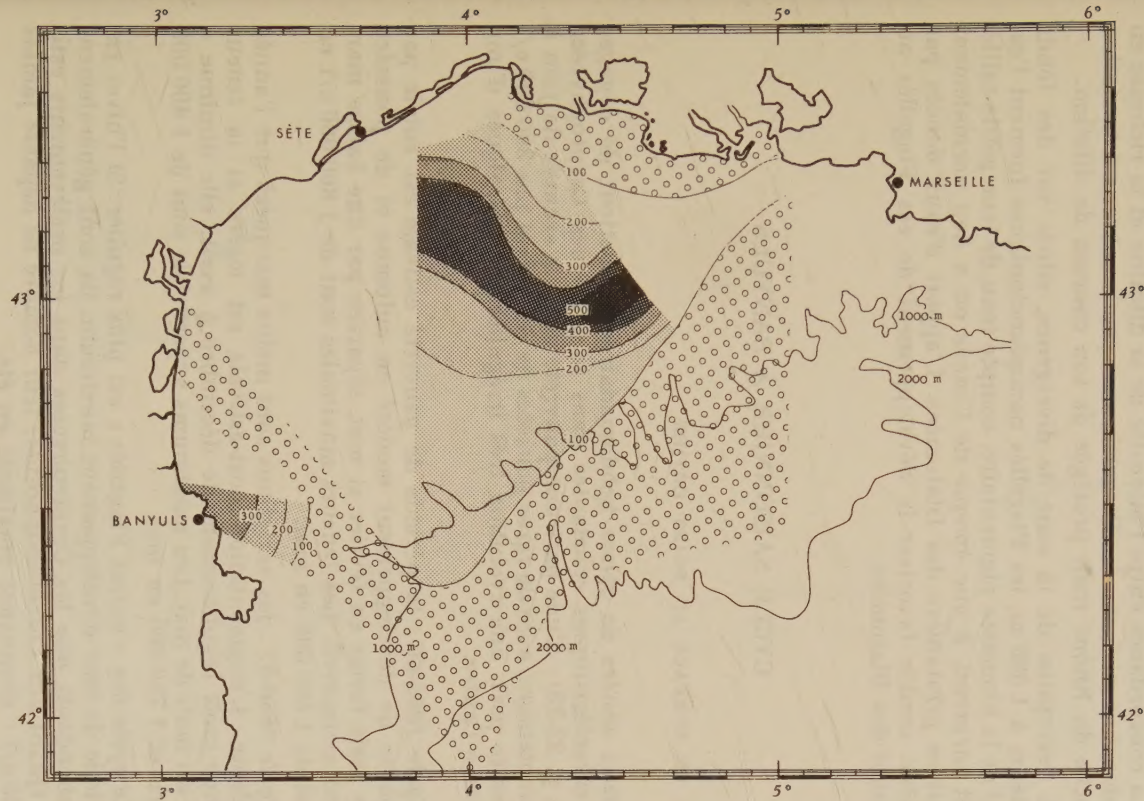


Fig. 1. — Répartition des Cryptophycées dans le golfe du Lion, en mars 1966 niveau 0 m).

(L'abondance est exprimée en nombre de c/cc).

assez pauvres, mais elles augmentent rapidement à l'approche de la côte, dans la région de Banyuls.

La concordance entre l'intensité de la dilution et la richesse en nanoplancton est forte; les Flagellés sont peu nombreux à la station *a*, proche du Rhône mais protégée de son courant de dilution.

A l'exception de la zone de divergence, située sur des fonds supérieurs à 1 000 m, les Flagellés nanoplanctoniques forment l'essentiel de la biomasse pigmentaire, compte tenu de leur petite taille. Ce fait surprend, à une époque de l'année ou a lieu normalement la poussée printanière des Diatomées. L'apport d'eaux douces par le Rhône semble favoriser le développement de ces Flagellés au détriment des Diatomées.

CYCLE SAISONNIER À BANYULS

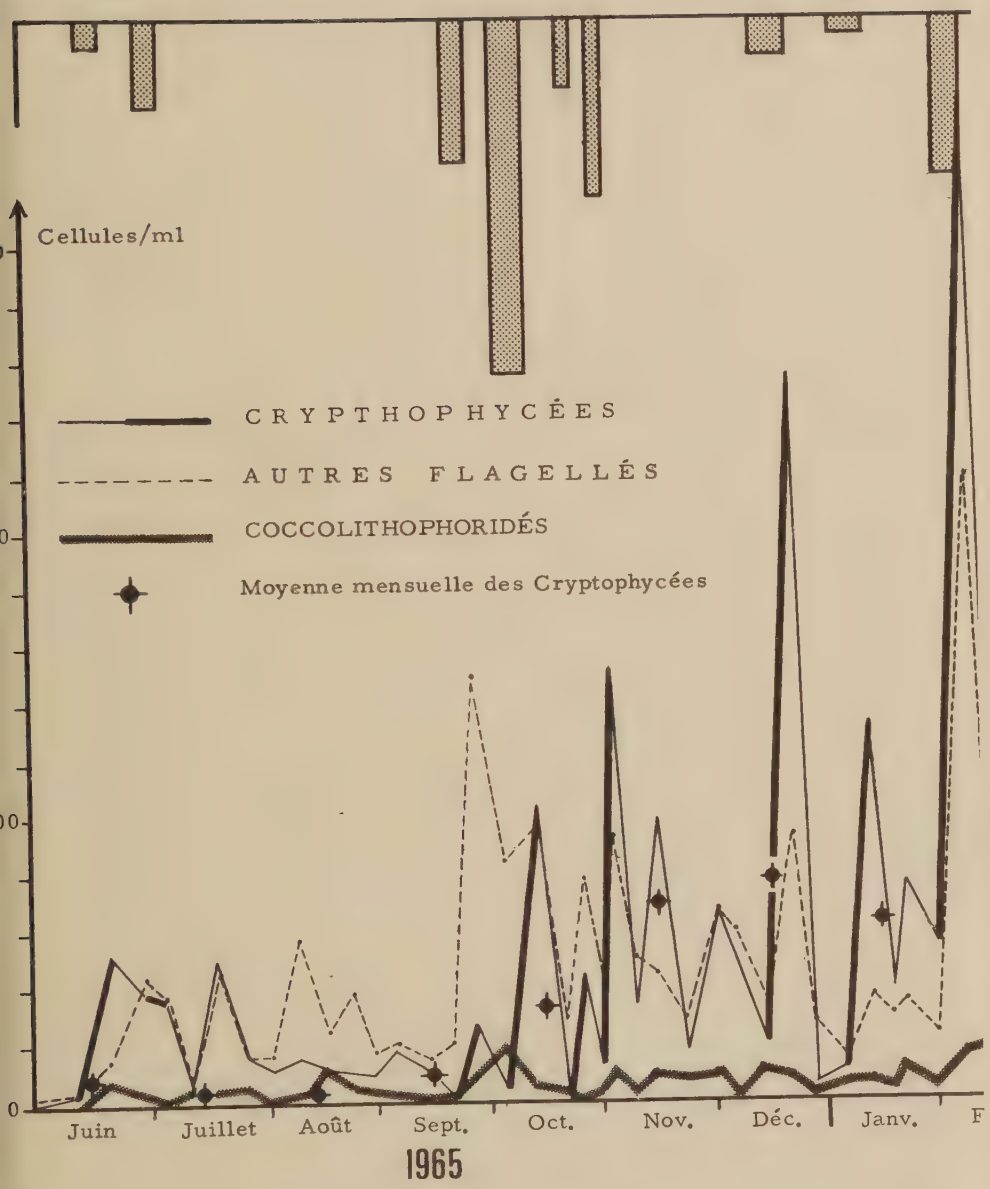
Cycle en surface au point côtier

Deux années de prises hebdomadaires permettent de dégager deux caractéristiques constantes dans le cycle des Cryptophycées (fig. 2, p. 22-23) : d'une part une pauvreté estivale accusée de juin à la fin septembre, avec de rares poussées ne dépassant pas 300 000 c/l et, d'autre part, une évolution très irrégulière de ces algues d'une semaine à l'autre.

Cycle 1965-66 : la période de pauvreté estivale est suivie par une phase de développement modéré en automne et de poussées brèves mais fortes en février et mai, séparées par une baisse marquée en mars-avril. Les teneurs maximales sont de 1 800 000 c/l en avril et de 1 500 000 en mai.

Cycle 1966-67 : les variations sont moins marquées que l'année précédente. L'augmentation post-estivale est légère et la teneur moyenne croît régulièrement de décembre à avril; elle diminue à partir du mois de mai. Les maximums superficiels sont de 1 400 000 en avril et 1 750 000 en mai.

Le cycle des « autres Flagellés » est plus régulier. Si l'hiver est la période de leur développement maximum, ils sont généralement plus abondants que les Cryptophycées dans les prélèvements estivaux. Quant aux Coccolithophoridés leur nombre ne dépasse jamais 100 000 c/l : abondance maximale en été.


Cellules/ml
CRYPTHOPHYCÉES
AUTRES FLAGELLÉS
COCCOLITHOPHORIDÉS
Moyenne mensuelle des Cryptophycées
0
Juin
Juillet
Août
Sept.
Oct.
Nov.
Déc.
Janv.
F
1965

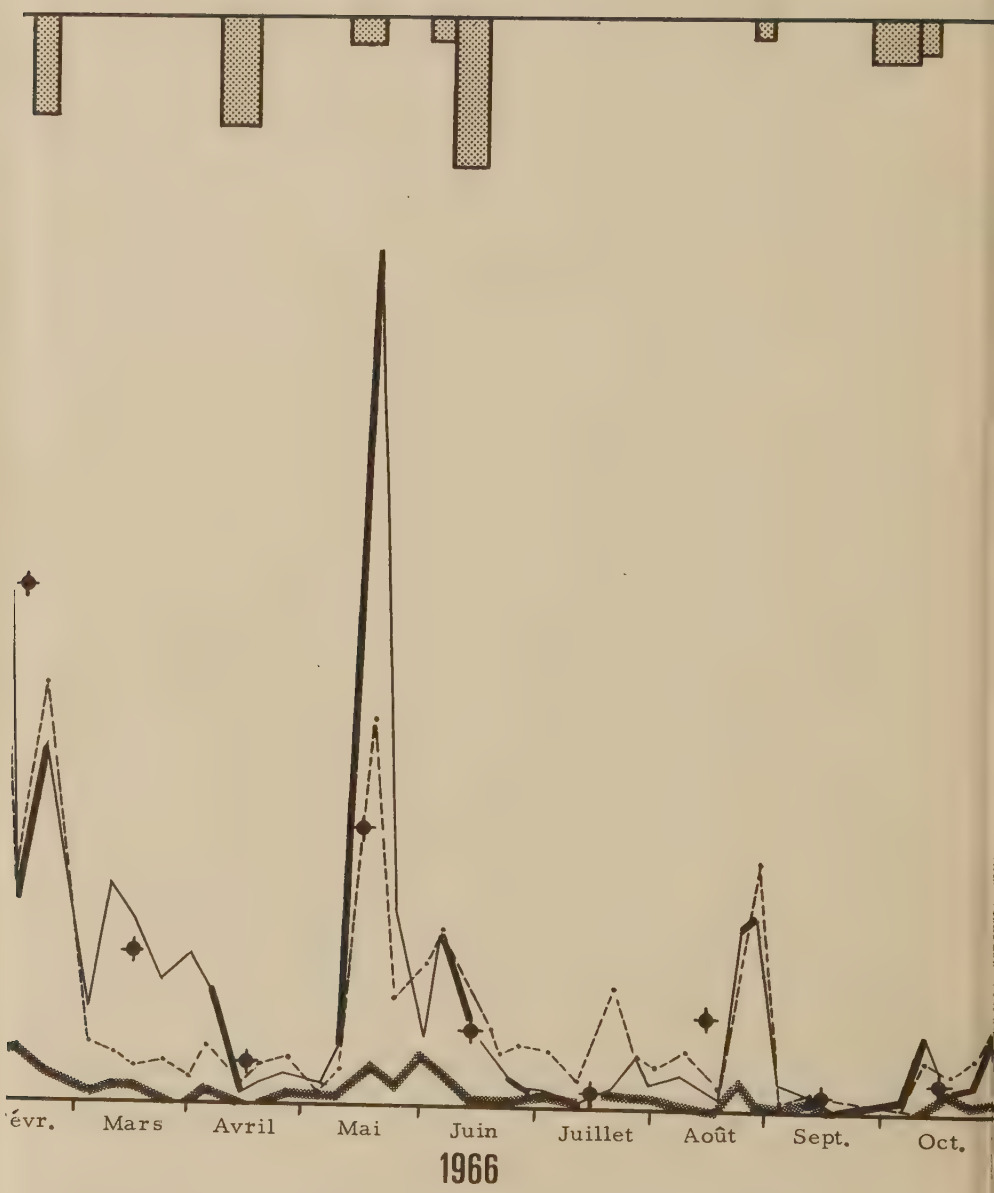
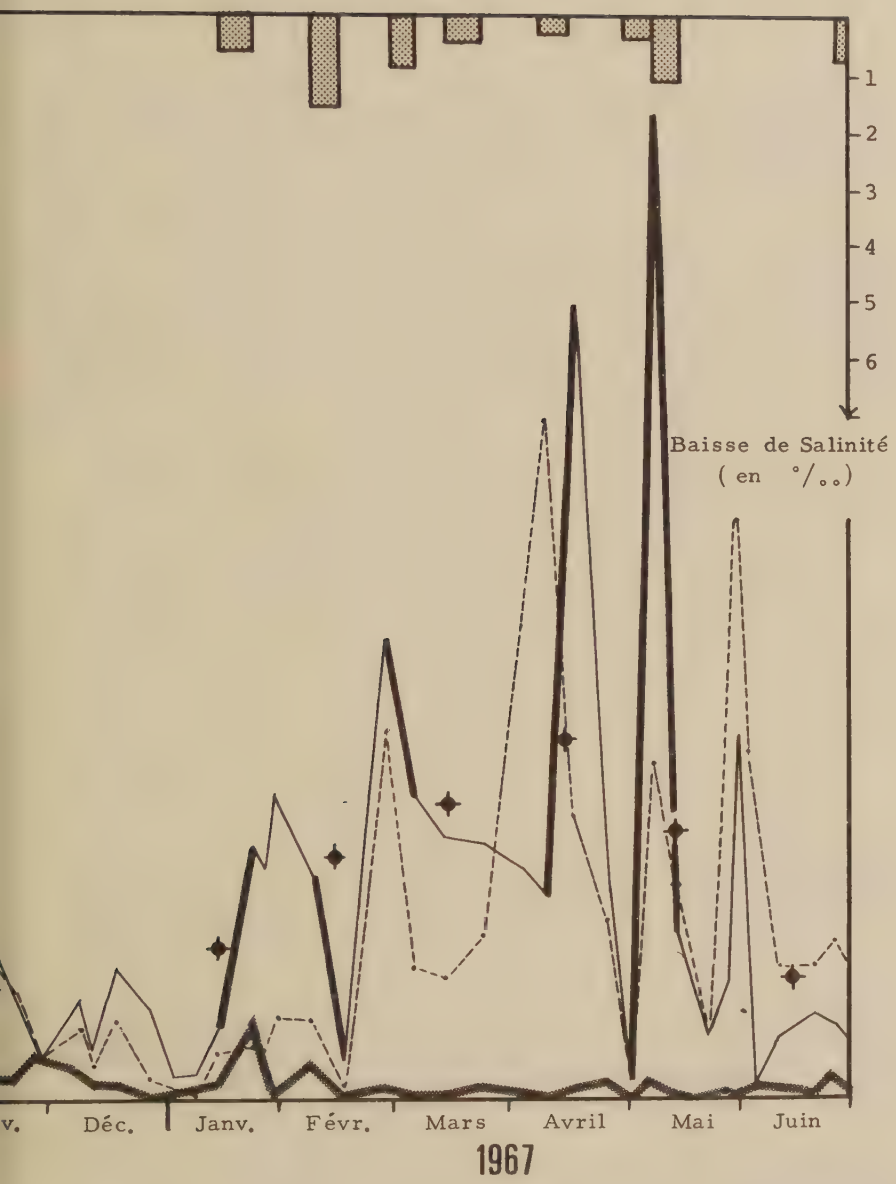


Fig. 2. — Cycle saisonnier des Flagellés nanoplanctoniques à Banyuls au point côtier, en surface.
(L'épaississement du trait indique les périodes de dessalures).


1
2
3
4
5
6
Baisse de Salinité
(en °/₀₀)
v.
Déc.
Janv.
Févr.
Mars
Avril
Mai
Juin
1967

Variation avec la profondeur

Dans le golfe du Lion, en mars 1966, les Cryptomonadines présentent un fort maximum dans la couche superficielle avec, respectivement, 51, 40, 8 et 1 % de la population totale à 0, 10, 20 et 50 m. Cette répartition peut être mise en parallèle avec celle de la salinité qui passe de 36,85 ‰ en surface à 37,04 puis 37,46 et 37,98 aux autres profondeurs.

Les pourcentages moyens qui correspondent aux deux années de cycle (Tableau 1, p. 23) soulignent la diminution de la richesse en Cryptophycées avec la profondeur, fait normal pour des éléments autotrophes. La plus grande abondance se situe généralement au niveau 0 m (fig. 3, p. 24), surtout pendant la phase automnale. Exceptionnellement elle se situe à 50 m en mai 67.

Tableau 1

Répartition verticale du nanoplancton par tranches de 10 m
(en pourcentage de la population totale)

Profondeur	Cryptophycées	Autres flagellés
0 - 10	32 %	28 %
10 - 20	26 %	23 %
20 - 30	16 %	19 %
30 - 40	14 %	16 %
40 - 50	12 %	14 %

La répartition verticale des autres Flagellés est plus homogène (fig. 3, p. 24). En hiver et au printemps la couche superficielle, mieux éclairée, est plus riche alors que, de mai à septembre, l'homogénéité est plus forte.

Les teneurs superficielles moyennes sont proches pour les deux années (Tableau 2, p. 25) : 244 000 c/l pour les Cryptophycées en 65 et en 66, 213 000 et 200 000 pour les autres Flagellés. Aux autres niveaux la concentration augmente en 66-67 et passe, par exemple, de 53 000 à 144 000 à 50 m pour les Cryptophycées et de 79 000 à 123 000 pour le reste du nanoplancton.

Plus on s'éloigne de la côte, plus la répartition verticale est homogène; la plus grande richesse se situe souvent à 20 m de profondeur au point C (sur des fonds de 100 m) et E (fonds de 850 m).

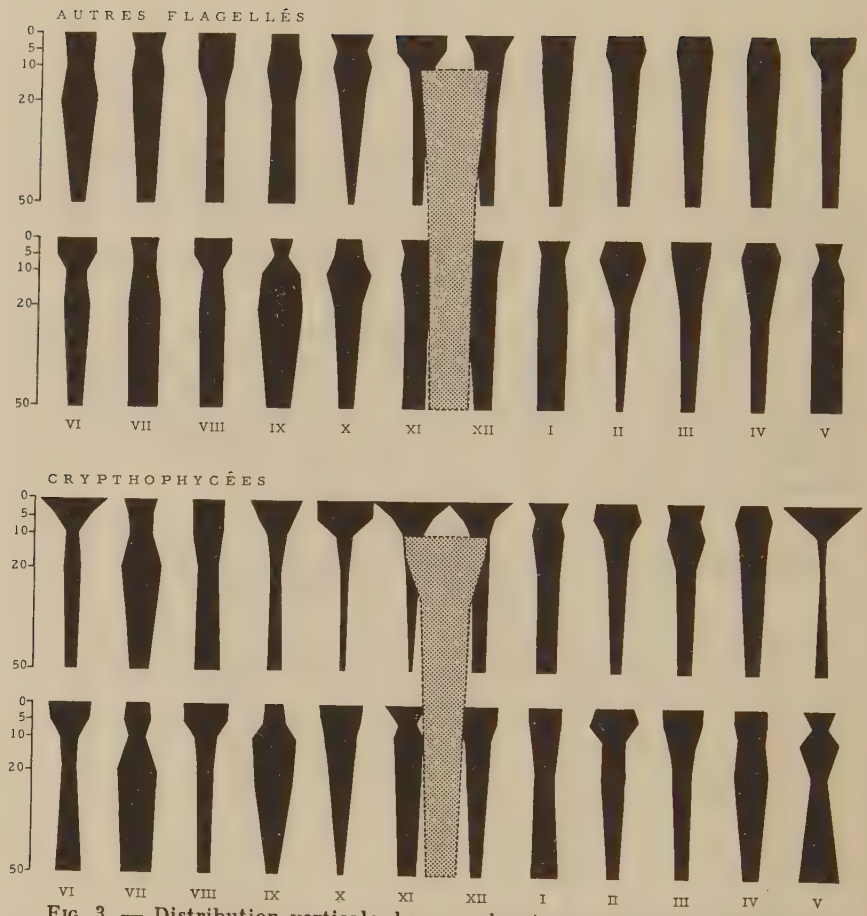


Fig. 3. — Distribution verticale du nanoplancton au point côtier *(en pourcentage de la population totale).*

Influence de l'éloignement de la côte

La fréquence mensuelle des prélèvements simultanés aux trois points E, C et B est trop faible pour permettre des conclusions précises. Cependant l'appauvrissement des populations phytoplanctoniques est sensible dès le point C, distant de 5 milles de B et l'écart entre les valeurs extrêmes est plus important près de la côte.

L'allure générale des cycles est semblable avec la pauvreté estivale et les valeurs fortes en hiver et au printemps. Teneurs élevées en mai 1967, aux trois points, avec plus de 1 500 000 c/l (fig. 4, p. 25).

TABLEAU 2

Teneurs moyennes de nanoplancton à différentes profondeurs

Prof	1965-66		1966-67	
	Crypt.	Autres fl.	Crypt.	Autres fl.
0	244 35 %	213 27 %	244 25 %	200 22 %
5	186 27 %	198 25 %	223 23 %	215 24 %
10	128 18 %	168 21 %	201 20 %	201 22 %
20	86 12 %	120 17 %	154 17 %	168 19 %
50	53 8 %	79 10 %	144 15 %	123 13 %

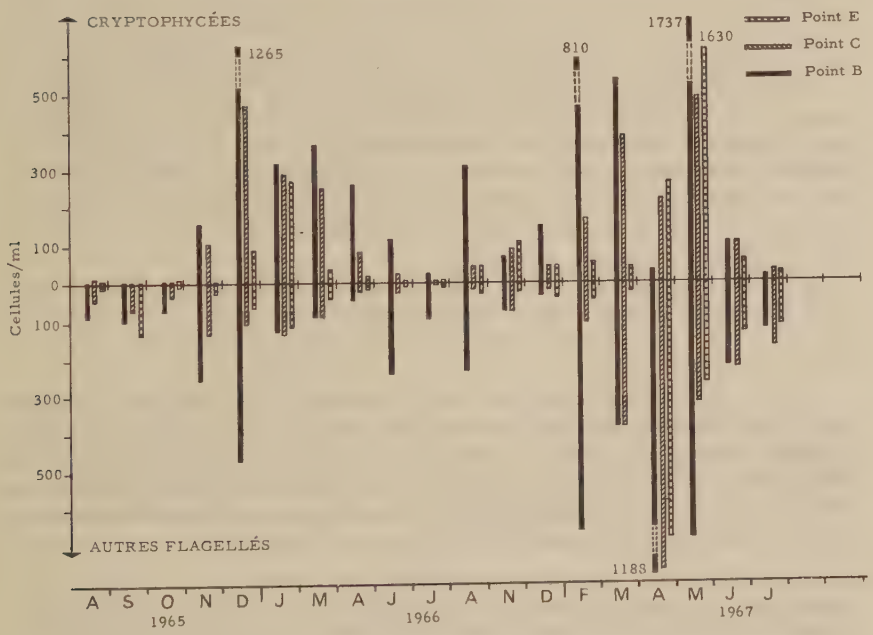


FIG. 4. — Variations du nanoplancton avec l'éloignement de la côte.

CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES SUR LES CRYPTOPHYCÉES

Le trait essentiel qui caractérise l'écologie de ces algues est leur relation avec la salinité. L'aire de dilution rhodanienne est leur zone de prédilection et, à Banyuls, les baisses de salinité concordent souvent avec le développement massif des Cryptomonadines (fig. 2, p. 22-23).

Les dessalures trop fortes ne semblent pas particulièrement favoriser le nanoplancton; en octobre 1965 la diminution de la salinité jusqu'à la valeur très basse de 31,17 ‰ n'a provoqué qu'une augmentation modérée du nanoplancton.

Le caractère heurté du cycle des Cryptophycées indique que les phénomènes de transport sont importants; pendant les périodes de dessalure on observe des courants superficiels forts, de direction nord-sud au point B, courants liés aux apports d'eau douce.

En règle générale, les organismes phytoplanctoniques sont assez tolérants à la salinité et de nombreuses algues se cultivent bien à des salinités de 15 à 20 ‰. Il est donc probable que la relation dessalure-Cryptophycées est indirecte, car les eaux douces sont riches en matières organiques et minérales. Pourtant les teneurs en phosphates et nitrates minéraux ne semblent pas augmenter lors des dessalures, peut être, d'ailleurs, parce que la poussée résultante les a consommés. Il serait intéressant d'avoir quelques données sur la matière organique dissoute susceptible d'être absorbée pra ces algues qui sont peut-être en partie hétérotrophes.

DISCUSSION

Deux problèmes peuvent être discutés à la lumière de ces quelques données quantitatives et des teneurs en pigments établies simultanément; l'un est l'estimation de la participation relative des Flagellés et des Diatomées à la production pigmentaire, l'autre, la détermination de l'importance de chaque groupe de protistes dans le golfe du Lion comparée à d'autres régions.

Des recherches récentes ont permis de déterminer la richesse pigmentaire et la productivité des différentes fractions des communautés, séparées par filtrations successives sur des filtres de porosité décroissante (Anderson, 1965). Ces travaux mettent en lumière le fait que des filtres

de 5 μ de diamètre de pore peuvent laisser passer jusqu'à 50 % du matériel et ceux de 0,8 μ jusqu'à 20 % (SAIJO et TAKESUE, 1965). Même en tenant compte d'une destruction probable de cellules lors de la filtration, ces résultats prouvent que des organismes de moins d'une dizaine de μ peuvent, à certains moments du cycle, participer activement à la production totale.

Les mesures de surface ou de volume cellulaire, l'établissement du contenu moyen en chlorophylle permettraient seuls de passer des numérations à la biomasse, mais ils sont trop longs et trop aléatoires pour être faits dans un travail général. La séparation cellule de nanoplancton-Diatomée est arbitraire; le volume d'une Cryptomonadine n'est pas très éloigné de celui de petites Diatomées, *Sceletonema costatum* ou *Nitzschia delicatissima* par exemple.

Si l'on calcule les coefficients de corrélation entre le nanoplancton et la chlorophylle *a*, puis entre les Diatomées et la chlorophylle *a*, les résultats sont sans équivoque, pour les prélèvements de surface :

— la corrélation nanoplancton-chlorophylle est très forte, $r = + 0{,}83$ pour 81 paires de valeurs,

— la corrélation Diatomées-chlorophylle est basse, $r = + 0{,}22$ (75 paires de valeurs), ce qui indique que la quantité de pigment due aux Diatomées est faible et assez constante, en dehors de quelques cas exceptionnels d'explosions de ces algues où elles forment alors la quasi-totalité des pigments. Ce fait est fréquent dans les zones néritiques, même s'il n'est pas toujours démontré. A Plymouth, la production de matière organique est due principalement aux Flagellés autotrophes (KNIGHT-JONES et WALNE, 1951).

Parmi les protistes planctoniques, les Coccolithophoridés représentent généralement le groupe dominant, dans les eaux oligotrophes de faible agitation. En Méditerranée, d'après BERNARD, le rôle quantitatif essentiel leur est dévolu; ils forment la moitié du volume total des protistes (95 % en été). Dans son étude comparée de stations côtières situées au large de Monaco et de Banyuls, cet auteur attribue aux Coccolithophoridés et aux Flagellés nus respectivement 45 % et 39 % du volume total dans le phytoplancton de Banyuls; les Flagellés nus seraient favorisés par les variations brusques du milieu.

Nos résultats confirment la place secondaire des Diatomées pendant une grande partie de l'année. Mais le groupe majoritaire, parmi les Flagellés, est celui des Cryptophycées; les Coccolithophoridés représentent moins de 10 % du nombre total et la taille des espèces dominantes est voisine de celle des Cryptophycées.

Ces différences pourraient être dues, en partie, à un changement possible des conditions du milieu en 20 ans. D'autre part, une raison d'ordre technique peut les accentuer : le lugol, utilisé pour la conservation de nos échantillons rend très reconnaissable les Flagellés nus alors

qu'il peut, d'après Hulburt et col. (1959) détruire, en partie, les coccolithes.

Les principaux groupes du phytoplancton marin sont, par ordre d'abondance décroissante, les suivants (Butcher, 1959) :

Chrysophycées (incluant des Coccolithophoridés)
Diatomées
Cryptomonadines
Chlorellacées
Chlamydomonadacées.

A ma connaissance, les Cryptomonadines n'ont jamais été citées comme élément majeur du phytoplancton. Dans un précédent travail à Roscoff, ce groupe était déjà apparu comme bien représenté quantitativement : plus de un million de cellules par litre de mai à septembre, moins de 200 000 pendant les autres mois. Mais, en Manche, la richesse en Diatomées était très supérieure et influait fortement sur la teneur en pigments (Grall et Jacques, 1964).

La recherche minutieuse de ces algues, par des méthodes appropriées, conduirait à préciser leur vraie place dans le plancton de régions néritiques où les apports terrigènes et l'agitation sont fréquents, conditions écologiques qui semblent favorables à leur croissance.

RÉSUMÉ

Des prélèvements hebdomadaires effectués à un point côtier (entre 0 et 50 m) et analysés suivant la technique d'Utermöhl permettent de décrire le cycle des phytoflagellés de mai 1965 à mai 1967.

Ce cycle est caractérisé par une pauvreté estivale, par des valeurs fortes en hiver et par de très fortes variations d'une semaine à l'autre, indice de phénomènes de transports.

Les Cryptophycées représentent le groupe dominant; ils se développent particulièrement bien dans les eaux dessalées. Cette liaison salinité-Cryptophycées semble indirecte. L'abondance moyenne des Cryptophycées est de 244 000 c/l, les maximums dépassant 1 500 000.

Les Coccolithophoridés représentent moins de 10 % du nanoplancton, alors qu'ils sont souvent considérés comme élément dominant.

En dehors de quelques cas d'explosions de Diatomées, le nanoplancton influe fortement sur la teneur en pigments.

SUMMARY

The analysis of weekly coastal samples by the Utermöhl's sedimentation technique enables to describe the seasonal variations of the phytoflagellates.

This cycle is characterized by great values during winter and by strong variations from week to week.

Cryptophyceae are the main group and increase very well in low salinity waters. The mean value of Cryptophyceae is 244.000 c/l and the maxima are greater than 1.500.000 c/l.

Coccolithophorids represent in this area less than 10 % of the total nanoplankton, though they are often dominant among flagellates.

The pigment biomass issues mainly from the nanoplankton, excepted during rare diatoms blooms.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Zyklus der Phytoflagellaten zwischen Mai 1965 und Mai 1967 konnte auf Grund von wöchentlichen, in Küstennähe (zw. 0 und 50 m) entnommenen und nach der Methode von Utermöhl analysierten Proben beschrieben werden.

Dieser Zyklus ist gekennzeichnet durch schwache Werte im Sommer und hohe Werte im Winter und durch sehr grosse wöchentliche Unterschiede, welche auf Transportphenomene hinweisen.

Die Cryptophyceen bilden die vorherrschende Gruppe; sie entwickeln sich besonders gut in entsalzten Gewässern. Die Beziehung Salzgehalt - Cryptophyceen scheint eine indirekte zu sein. Der durchschnittliche Gehalt an Cryptophyceen beträgt 244 000 c/l, die Höchstwerte übersteigen 1 500 000.

Obwohl die Coccolithophoriden weniger als 10 % des Nanoplanktons, liefern, werden sie meist als das vorherrschende Element betrachtet.

Abgesehen von seltenen Fällen von wahren Diatomeenexplosionen, ist es das Nanoplankton welches den Pigemntgehalt sehr stark beeinflusst.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, M.B., E.C. DOUGHERTY et J.J.A. MAC LAUGHLIN, 1959. Chromoprotein pigments of some Cryptomonad flagellates. *Nature, Lond.*, **184** (4692) : 1047.

ANDERSON, G.C., 1965. Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (3) : 477-480.

ATKINS, W.R.G., 1945. Autotrophic flagellates as the major constituent of the oceanic phytoplankton. *Nature, Lond.*, **156** : 446-447.

BERNARD, F., 1938. Cycle annuel du nannoplancton à Monaco et Banyuls. I. Etude quantitative. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **17** : 349-405.

BERNARD, F., 1956. Eaux atlantiques et méditerranéennes au large de l'Algérie. II. Courants et nannoplancton de 1951 à 1953. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **31** : 231-334.

BHAUD, M., G. JACQUES et C. RAZOULS, 1967. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1965-1966 (Point côtier). *Vie Milieu*, **18** (1-B) : 137-151.

BUTCHER, R.W., 1959. An introductory account of the smaller algae of british coastal waters. Part I. Introduction and Chlorophyceae. *Fishery Invest., Lond.* : 74 p.

CONRAD, W. et H. KUFFERATH, 1954. Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo. II. Partie descriptive. Algues et Protistes. Considérations écologiques. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **127** : 345 p.

DUSSART, B.H., 1965. Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia*, **26** (1-2) : 72-74.

GRALL, J.R. et G. JACQUES, 1964. Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff-1. *Cah. iBol. mar.*, **5** : 423-455.

HART, T.J., 1966. Some observations on the relative abundance of marine phytoplankton populations in nature. *Dans* Some contemporary studies in marine science, H. Barnes ed., G. Allen et Unwin Ltd., Lond.

HAXO, F.T. et D.C. FORK, 1959. Photosynthetically active accessory pigments of Cryptomonads. *Nature, Lond.*, **184** (4692) : 1051-1052.

HULBURT, E.M., J.H. RYTHER et R.R.L. GUILLARD, 1959. The phytoplankton of the Sargasso sea off Bermuda. *J. Cons. int. perm. Explor. Mer.*, **25** : 115-128.

JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion). I. Pigments et population phytoplanctoniques dans le golfe du Lion en mars 1966. *Vie Milieu*, **18** (2-B) : 239-272.

KARSTEN, G., 1898. *Rhodomonas baltica.* N.g. et sp. *Wiss. Meeresuntersuch.* N. F., **3** : 15.

KNIGHT-JONES, E.W. et P.R. WALNE, 1951. *Chromulina pusilla* Butcher, a dominant member of the ultra-plankton. *Nature, Lond.,* **167** (4246) : 445.

LECAL, J., 1965. Coccolithophoridés littoraux de Banyuls. *Vie Milieu,* **16** (1-B) : 251-270.

LUND, J.W.G., 1962. A rarely recorded but common British alga, *Rhodomonas minuta* Skuja. *Br. phycol. Bull.,* **2** : 133-139.

MARGALEF, R. et J. HERRERA, 1964. Hidrografia y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellon y la desembocadura del Ebro, de julio de 1961 a julio de 1962. *Investigacion pesq.,* **26** : 49-90.

NORRIS, R.E., 1964. Studies on phytoplankton in Wellington harbour. *N.Z. Jnl. Bot.,* **2** (3) : 258-278.

OH'EOCHA et M. RAFTERY, 1959. Phycoerythrins and phycocyanins of Cryptomonads. *Nature, Lond.,* **184** (4692) : 1049-1050.

PRINGSHEIM, E.G., 1944. Some aspects of taxonomy in the Cryptophyceae. *New Phytol.,* **43** : 143-150.

RILEY, J.P. et T.R.S. WILSON, 1967. The pigments of some marine phytoplankton species. *J. mar. biol. Ass. U.K.,* **47** : 351-362.

SAIJO, Y., 1964. Size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian ocean. *J. oceanogr. Soc. Japan,* **19** (4) : 187-189.

SAIJO, Y. et T. TAKESUE, 1965. Further studies on the size dsitribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian ocean. *J. oceanogr. Soc. Japan,* **20** (6) : 264-271.

TELLAI, S., 1964. Contribution à l'étude de la répartition géographique et saisonière du microplancton dans la baie d'Alger. *Pelagos,* **2** (1) : 3-50.

WOOD, E.J.F. et P.S. DAVIS, 1956. Importance of smaller phytoplankton elements. *Nature, Lond.,* **177** : 438.

Reçu le 5 octobre 1967.

Tableau annexe I

Teneurs moyennes mensuelles en Cryptophycées, Point B

Mois	1965 - 66					1966 - 67				
	0	5	10	20	50	0	5	10	20	50
VI	47000 47%	26000 25%	10000 9%	10000 11%	8000 8%	135000 31%	118000 27%	60000 14%	45000 10%	80000 18%
VII	16000 22%	13000 19%	12000 17%	20000 28%	10000 14%	22000 18%	25000 20%	13000 12%	35000 28%	27000 22%
VIII	19000 24%	18000 22%	17000 22%	13000 15%	14000 17%	156000 33%	146000 31%	74000 16%	52000 11%	53000 9%
IX	52000 38%	37000 27%	26000 18%	10000 7%	11000 10%	25000 13%	25000 18%	60000 32%	59000 30%	17000 7%
X	153000 41%	150000 40%	44000 12%	38000 5%	7000 2%	57000 31%	49000 27%	38000 21%	34000 18%	7000 3%
XI	330000 53%	178000 28%	64000 11%	48000 7%	5000 1%	164000 33%	96000 16%	99000 20%	93000 19%	65000 12%
XII	394000 45%	144000 20%	137000 10%	98000 11%	65000 9%	183000 30%	183000 26%	132000 19%	120000 17%	60000 8%
I	316000 28%	225000 19%	274000 22%	205000 17%	174000 14%	213000 24%	203000 23%	179000 20%	134000 15%	156000 18%
II	913000 30%	993000 32%	611000 20%	304000 13%	174000 5%	423000 26%	564000 35%	219000 16%	266000 16%	114000 7%
III	266000 25%	246000 24%	287000 27%	148000 14%	83000 10%	515000 30%	498000 29%	345000 20%	222000 13%	138000 8%
IV	79000 20%	112000 28%	90000 23%	78000 20%	31000 9%	637000 23%	641000 23%	553000 20%	666000 24%	270000 10%
V	489000 53%	284000 30%	51000 5%	41000 4%	65000 8%	470000 22%	280000 13%	193000 27%	292000 11%	60000 7%
	Moyennes par profondeur :									
	244000 35%	186000 26%	128000 17%	85500 13%	53000 9%	244000 25%	223000 32%	201000 20%	154000 17%	144000 16%

Tableau annexe II

Teneurs moyennes mensuelles en « autres Flagellés », Point B

Mois	1965 - 66					1966 - 67				
	0	5	10	20	50	0	5	10	20	50
VI	82000 23%	75000 21%	70000 20%	91000 26%	35000 10%	187000 29%	178000 28%	97000 15%	142000 18%	64000 10%
VII	135000 24%	110000 20%	125000 22%	120000 21%	70000 13%	110000 21%	92000 18%	83000 17%	117000 23%	110000 21%
VIII	153000 26%	147000 25%	148000 25%	72000 12%	76000 12%	174000 27%	167000 26%	92000 14%	110000 17%	104000 16%
IX	252000 20%	257000 21%	295000 25%	202000 16%	225000 18%	27000 15%	18000 10%	48000 26%	60000 32%	32000 17%
X	317000 30%	241000 23%	270000 26%	190000 18%	38000 3%	67000 17%	88000 22%	125000 32%	79000 20%	36000 9%
XI	248000 37%	223000 33%	104000 16%	57000 8%	36000 6%	166000 24%	137000 21%	159000 23%	107000 16%	117000 16%
XII	283000 34%	193000 23%	157000 19%	124000 15%	83000 9%	78000 25%	72000 23%	57000 19%	60000 19%	45000 14%
I	136000 25%	120000 22%	112000 21%	98000 18%	70000 14%	71000 23%	60000 17%	67000 19%	81000 22%	70000 19%
II	745000 25%	840000 28%	629000 21%	519000 18%	223000 8%	273000 28%	327000 33%	262000 26%	90000 9%	44000 4%
III	77000 22%	92000 26%	82000 24%	61000 18%	35000 10%	187000 28%	234000 26%	201000 23%	135000 15%	67000 8%
IV	69000 17%	87000 22%	78000 24%	99000 24%	54000 13%	710000 20%	1015000 29%	877000 25%	609000 17%	322000 9%
V	230000 33%	214000 30%	97000 14%	94000 13%	69000 10%	293000 18%	223000 13%	375000 23%	390000 23%	386000 23%
	Moyennes par profondeur :									
	213000 27%	198000 25%	168000 21%	120000 17%	79000 10%	200000 22%	215000 24%	201000 22%	168000 19%	123000 13%

ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION)

III — DIATOMÉES ET DINOFLAGELLÉS DE JUIN 1965 A JUIN 1968 (1)

par G. Jacques
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Trois années de prélèvements hebdomadaires analysés par la méthode de sédimentation, permettent à l'auteur de dresser l'inventaire et de décrire les variations saisonnières des Diatomées et des Dinoflagellés et de les comparer à ceux de régions voisines, particulièrement aux données de Castellón.

La liste des Diatomées et des Dinoflagellés du Golfe du Lion a déjà été dressée par Pavillard (1905, 1907 et 1909 pour les Dinoflagellés, 1916 pour les Diatomées) et Dangeard qui a établi, en 1932, un relevé systématique des espèces recueillies à différentes saisons au large de Banyuls. Leur matériel provenait de récoltes au filet fin; l'écologie des différentes espèces étaient à peine abordée. Le seul travail quantitatif basé sur une analyse de prises d'eau sédimentées est celui de A. et M. Travers (1962) sur le golfe de Marseille où quelques données avaient été précédemment fournies par Devèze (1959).

Le phytoplancton des régions bordant le Golfe du Lion a été inégalement étudié. On peut citer, pour la mer Ligure, l'inventaire de Pavillard à Monaco (1937) et surtout les recherches récentes de Bernhard et Rampi (1967) sur le cycle annuel du « phytoplancton d'Utermöhl » de 1959 à 1962 et celles de A. Travers (1965) sur le microplancton recueilli à quatre saisons de l'année à bord de la bouée-laboratoire ancrée entre Toulon et la Corse.

Par contre les travaux sont beaucoup plus nombreux sur les côtes espagnoles. Depuis 1950, paraissent régulièrement les données sur le

(1) Ce travail a été réalisé avec l'aide du C.N.R.S. (Contrat LA-117), pour le Laboratoire Arago.

phytoplancton de la région de l'Ebre (Margalef *et col.*); l'utilisation de la méthode de sédimentation depuis 1960, du dosage spectrophotométrique des pigments (1957) et de la production primaire (1962) augmentent considérablement la portée de ces recherches. Le même type de travail est maintenant entrepris au large de Barcelone (Margalef et Ballester, 1967; Margalef et Castellvi, 1968).

Bien que le procédé de récolte soit discutable, que les données hydrologiques manquent totalement et que la fréquence des prélèvements soit insuffisante, les résultats de la station de Blanès (Margalef et Morales depuis 1949) permettent d'utiles comparaisons avec le plancton de Banyuls, les lieux de pêche de ces deux laboratoires étant voisins.

Dans son étude écologique sur le phytoplancton de Banyuls, Bernard (1939) a seulement indiqué, pour chaque prélèvement, le volume total de microplancton. Le détail de la composition spécifique n'a jamais été publié malgré l'intérêt que ce travail aurait représenté à l'époque, aucune donnée semblable n'existant alors en Méditerranée.

Dans le présent travail, j'ai voulu apporter des données nouvelles sur le cycle saisonnier des populations de Péridiniens et de Diatomées dans une aire méditerranéenne originale par certains de ses aspects : faible profondeur, agitation fréquente et influence marquée des apports d'eau douce. Je me limiterai, ici, à la description de ce cycle; les corrélations phytoplancton - facteurs physiques - facteurs chimiques feront l'objet d'un prochain article dans lequel seront considérés les pigments chlorophylliens et la production primaire.

La localisation des points de prélèvements est précisée dans une note précédente (Bhaud *et col.*, 1967). Rappelons simplement que la fréquence des stations est hebdomadaire au point B (à 1/2 mille de Banyuls); trait horizontal en surface avec un filet de 50 µ de vide de maille et prélèvements à la bouteille à 0, 5, 10, 20 (parfois 30) et 50 m. Le nombre total des opérations aux différents points entre juin 1965 et juin 1968 est indiqué dans le tableau I.

Tableau I

Nombre de prélèvements aux différents points entre juin 1965 et juin 1968

Méthode \ Point	A	B	C	D	E	Total
Filet Om	0	140	41	4	24	209
Utermöhl	29	731	160	15	85	1 020

Après sédimentation, la numération des échantillons est effectuée au microscope inversé; les tubes de sédimentation de 50 cc sont généralement bien adaptés. La numération est entreprise le plus souvent dans la semaine qui suit le prélèvement.

I. — INVENTAIRE DES DIATOMÉES ET DES DINOFLAGELLÉS

L'inventaire complet qui suit a surtout été établi dans un but pratique : trouver facilement l'époque de présence d'une espèce quelconque ainsi qu'une indication de son importance à Banyuls. Les limites de présence ne sont indiquées que si une certaine régularité apparaît d'une année à l'autre; de toute façon elles ne sont pas totalement limitatives et il est très souvent possible de récolter une espèce en dehors de sa période de présence.

La liste de ces 192 espèces (88 Diatomées, 104 Péridiniens) appelle quelques remarques d'ordre systématique :

Je n'ai pas entrepris la détermination spécifique des Diatomées pennées des genres *Navicula, Gyrosigma, Diploneis,* etc. d'origine benthique fréquente ni celle de Dinoflagellés nus des genres *Amphidinium, Gymnodinium, Gyrodinium,* etc.; ces groupes d'espèces sont régulièrement présents à des densités inférieures à 3 000 c/l, mais leur détermination qui exige une opération de micropipetage pour observation au microscope normal (et souvent même une préparation des spécimens) est extrêmement longue et parfois encore incertaine. Certains *Chaetoceros* de très petite taille, peu différenciés, n'ont pu être déterminés.

Je n'ai pas séparé les deux espèces *Chaetoceros teres* et *Chaetoceros lauderi,* le seul critère certain qui permet de les différencier étant l'ornementation des spores de repos; j'ai agi de même avec *Chaetoceros pelagicus* et *Chaetoceros laciniosus,* bien que j'ai déjà signalé que les spécimens de Banyuls se rapprochaient par leurs chromatophores de la première espèce.

A la suite de Lebour et de Brunel je n'ai pas maintenu de séparation entre les genres *Thalassiothrix* et *Thalassionema,* séparation qui est basée sur une hétéropolarité discutable : *frauenfeldii* et *nitzschioides* deviennent alors deux espèces du genre *Thalassiothrix.*

La nomenclature des Péridiniens du genre *Ceratium* est souvent confuse; j'ai évité le plus souvent de multiplier les variétés en me limitant à celles dont la validité est bien établie; pour le groupe des *tripos,* j'ai suivi les normes données par Lopez (1955). Le travail, très récent, de Sournia (1967) apporte une simplification à la multiplicité des variétés fantaisistes et aux synonymies; il sera d'autant plus utile dans l'avenir qu'il aura plus d'audience.

TABLEAU II

Présence mensuelle des Diatomées et des Dinoflagellés

5 : espèce dominante
4 : espèce très abondante
3 : espèce assez abondante
2 : espèce assez rare
1 : espèce très rare
0 : présence exceptionnelle

Diatommées	Ab.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Asterionella japonica	5	—	—	—	—						—	—	—
kariana	0												
mediterranea	1												—
Asterolampra grevillei	0												
marylandica	0												
Bacteriastrum delicatulum	4	—	1968	—	—	—	—	—	—				—
elegans	0												
elongatum	0												
hyalinum	3	—	—									—	—
mediterraneum	3												
Biddulphia mobiliensis	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cerataulina bergonii	3		—	—	—								
Chaetoceros affinis	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
atlanticus	0												
brevis	4	—	—										
compressus	4		—	—				—	—				—
concavicornis	0												
constrictus	0												
costatus	5	—									—	—	—
curvisetus	5	—	—	—	—	—					—	—	—
dadayi	1												
danicus	4	—	—	—									—
decipiens	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
delicatulus	2												
densus	2												
didymus	4	—	—	—									—
diversus	3	—	—	—	—								—
eibenii	2												
filiformis	0												
insignis	5	—	—	—									—
laciniosus (+ *pelagicus*)	3	—	—	—	—								—
lorenzianus	3	—											—
messanensis	0												
pendulus ?	0												
perpusillus	1												
peruvianus	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
pseudocurvisetus	4	—	—	—	—								—
rostratus	2	—								—	—	—	—
socialis	4	—								—	—		—
subsecundus	0												
teres (+ *lauderi*)	4	—	—	—	—	—							—
vixvisibilis	1												

TABLEAU II
(suite)

Diatommées	Ab.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Corethron criophilum	1												
Coscinodiscus centralis	0												
concinnus	1												
excentricus	0												
granii	1												
perforatus pav.	2												
radiatus	2												
Coscinosira polychorda	0												
Cyclotella caspia	1												
Dactyliosolen mediterraneus	3												
Eucampia cornuta	0												
zoodiacus	3												
Guinardia flaccida	3												
Hemiaulus hauckii	3												
sinensis	3												
Lauderia borealis	3												
Leptocylindrus danicus	5												
minimus	4												
Nitzschia closterium	5												
delicatissima	5												
pungens	5												
seriata	5												
Planktoniella sol	0												
Rhizosolenia acuminata	0												
alata	1												
alata gracillima	3												
alata indica	1												
bergonii	0												
calcaravis	3												
castracanei	1												
delicatula	5		68				67						
fragilissima	4												
imbricata shrubs.	4												
robusta	1												
setigera	3												
stolterfothii	4												
temperei	0												
Sceletonema costatum	5												
Shröderella delicatula	1												
Thalassiosira decipiens	4												
parva ?	2												
rotula	3		68										
Thalassiothrix frauenfeldii	4												
nitzschioides	3												
longissima	0												

TABLEAU II
(suite)

Dinoflagellés	Ab.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Amphisolenia bidentata	0												
Centrodinium maximum	0												
Ceratium arietinum													
bucephalum	0												
arietinum gracil.	0												
azoricum	1												
belone	0												
buceros	1												
candelabrum	2												
carriense	1												
concilians	2												
contortum	0												
contrarium	3												
declinatum	1												
dens	0												
euarcuatum	1												
extensum	1												
falcatiforme	0												
falcatum	1												
furca	3												
fusus	3												
gibberum	1												
gracile	0												
gravidum	0												
hexacanthum	1												
horridum	2												
karstenii	1												
limulus	1												
lineatum	0												
longirostrum	0												
macroceros gallicum	2												
massillense armatum	0												
massiliense massil.	3												
massiliense protub.	1												
minutum	0												
pentagonum	2												
platycorne	0												
ranipes	0												
strictum	0												
symetricum	1												
teres	0												
trichoceros	2												
tripos atlanticum	2												
tripos pulchellum	0												
tripos tripodioïdes	2												
Ceratocorys armata	0												
gourreti	0												
horrida	1												
Dinophysis caudata	1												
hastata	0												
lenticula	2												
sacculus	2												
schroederi	1												
sphaericum ?	0												
tripos	1												

TABLEAU II
(fin)

Dinoflagellés	Ab.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Diplopsalis asymmetrica	0												
lenticula	0												
Exuviella baltica	1												
compressa	1												
marina	0												
Goniaulax diegensis	0												
digitale	0												
monacantha	0												
polyedra	0												
polygramma	1												
Goniodoma polyedricum	2												
Ornithocercus magnificus	1												
Oxytoxum longiceps	1												
scolopax	0												
Pavillardinium intermedium	0												
Peridinium brochii	3												
cerasus	0												
conicum	1												
crassipes	1												
depressum	3												
diabolus	2												
divergens	2												
granii	1												
leonis	2												
minusculum	3												
nudum	4												
oblongum	1												
oceanicum	1												
ovatum	3				68								
pallidum	1												
pellucidum	0												
piriforme	0												
quarnerense	2												
sphaericum	0												
stenii	1												
subinerne	1												
trochoideum	1												
Phalacroma cuneus	0												
doryphorum	0												
ovatum	2												
parvulum	1												
rapa	0												
rotundatum	2												
Podolampas bipes	1												
Porella perforata	1												
Prorocentrum micans	3												
scutellum	0												
Pseudophalacroma nasutum	0												
Pyrocystis lunula	1												

Le nombre d'espèces récoltées en trois années est faible comparé à celui d'aires géographiques voisines, Marseille et Castellón; la rareté des prélèvements de filet n'y est pas étrangère, la non-détermination de certaines espèces non plus. Cependant les caractéristiques hydrologiques de la région de Banyuls (Jacques *et col.*, 1968), à savoir des changements rapides et fréquents de certains paramètres, ne permettent certainement pas au plancton d'évoluer vers une étape de forte maturité à grande richesse spécifique.

II. — VARIATIONS SAISONNIÈRES

Cycle quantitatif de l'ensemble du phytoplancton

En dépit des différences interannuelles, il est possible de dégager trois périodes séparées par de brusques variations de la densité des populations de Diatomées et de Dinoflagellés (fig. 1) :

— la période printanière débute en février et constitue le fait le plus constant et le plus remarquable du cycle annuel : la poussée de *Sceletonema costatum,* qui s'est reproduite les trois années, suit toujours avec un certain décalage une baisse marquée de la salinité. Après un mois de mars pauvre, il peut y avoir un maximum secondaire moins marqué en avril-mai dû à quelques *Chaetoceros, Nitzschia* et au *Rhizosolenia delicatula.*

— la période estivale, en continuité avec la précédente, en est généralement séparée par une forte baisse de la densité du phytoplancton au cours du mois de juin; des valeurs inférieures à 1 000 c/l sont habituelles dans la couche superficielle tandis que des valeurs supérieures à 10 000 ou même à 100 000 peuvent être atteintes en profondeur.

— la période automno-hivernale commence lors de la rupture de la stabilité thermique qui a toujours été associée à une dessalure superficielle; l'enrichissement des eaux superficielles provoque la croissance d'une population assez variée de Diatomées fin septembre - début octobre. Jusqu'à la mi-janvier le plancton devient alors pauvre, moins de 20 000 c/l.

Populations caractéristiques des différentes périodes

1) *Période printanière*

La floraison printanière des Diatomées a toujours été considérée comme une étape majeure du cycle saisonnier; elle peut

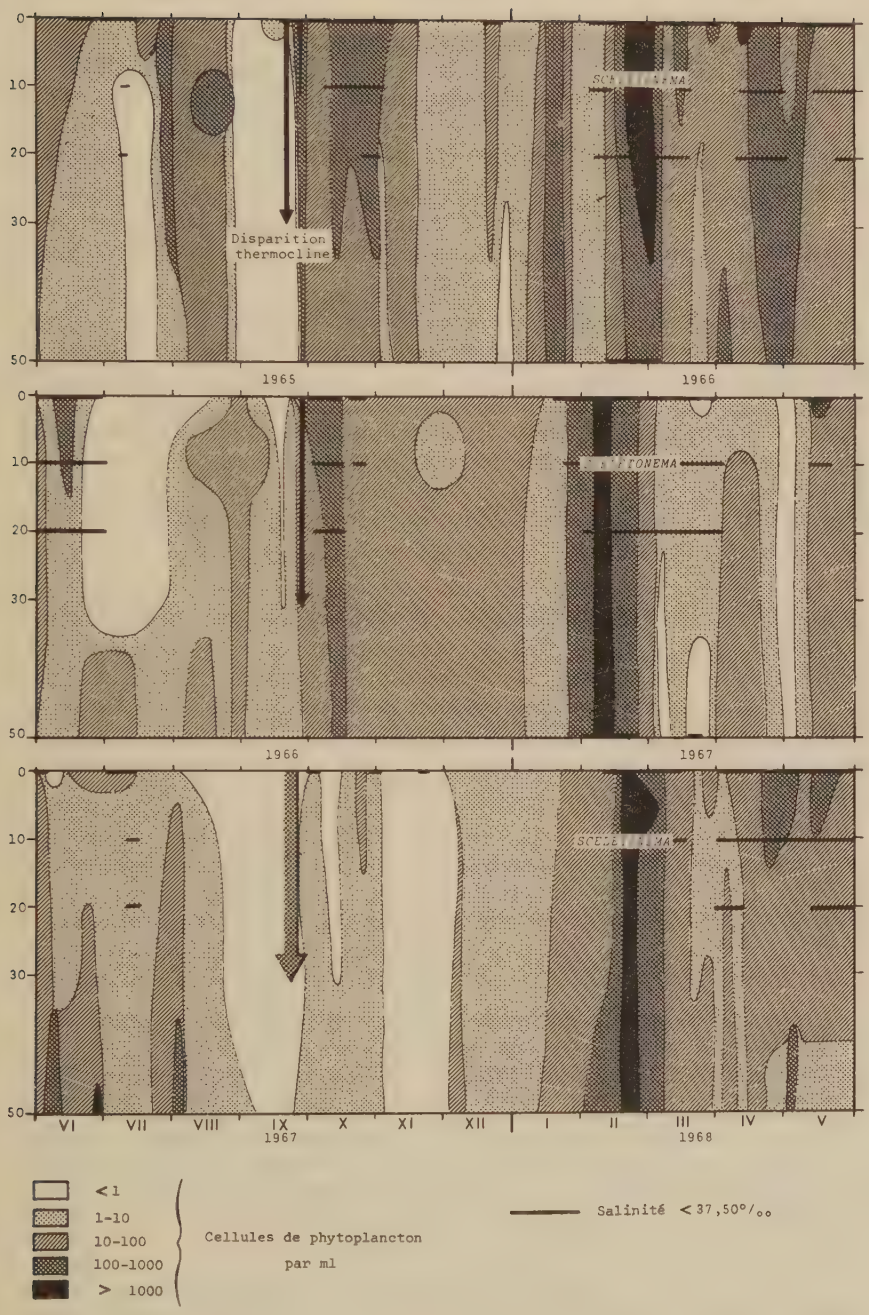


FIG. 1. — Variations quantitatives du phytoplancton (Diatomées + Péridiniens) au point côtier.

avoir lieu dès que la lumière est suffisante et que la profondeur de la zone de mélange est inférieure à la profondeur critique ou respiration et photosynthèse s'équilibrent. En Méditerranée la lumière est souvent considérée comme suffisante, même en hiver, et le mécanisme de la floraison est plus difficile à expliquer (Jacques, sous-presse).

A Banyuls cette « poussée printanière » est bien marquée; février est le mois des teneurs maximales alors que janvier et mars sont les plus pauvres de ce début d'année.

En 1966 le stock de Diatomées s'accroît dès le mois de janvier avec principalement *Asterionella japonica, Chaetoceros socialis* et *Chaetoceros curvisetus;* du 20 février au 3 mars on observe la floraison massive de *Sceletonema costatum* (fig. 3, page). En 1967 sa multiplication est particulièrement remarquable avec plus de 5 millions/litre. En 1968, dès le début du mois de février, se développe une population mixte ou dominent *Rhizosolenia delicatula, Nitzschia pungens* et *Nitzschia seriata* qui sont remplacées par la population dense de *Sceletonema.*

Sceletonema costatum est un élément habituel des floraisons printanières. En Méditerranée occidentale cependant elle est généralement peu représentée; elle n'est classée qu'au 77e rang des phytoplanctontes dans les eaux de Castellón (Margalef, 1963) et n'est pas citée par Bernhard et Rampi en mer Ligure. Tant au large de Barcelone qu'en baie d'Alger (Bucalossi, 1960), elle ne dépasse pas quelques dizaines de milliers de c/l en fin d'hiver. Dans le golfe de Marseille elle domine surtout en automne.

Sur l'ensemble des trois années, c'est, à Banyuls, l'espèce qui est représentée le plus largement avec une teneur moyenne de 38 000 c/l bien que sa période de présence soit inférieure à un mois durant lequel elle peut même être dominante dans les prélèvements de filet (plus de 90 %). En dépit des mauvaises conditions d'éclairement des niveaux inférieurs, sa répartition verticale est homogène.

L'observation microscopique indique qu'en 1967, la population de *Sceletonema* était dans un mauvais état physiologique avec des chromatophores rétractés; l'indice de diversité pigmentaire était d'ailleurs anormalement élevé pour une phase de multiplication active : 5,25 ce qui révèle le caractère sénescent des algues. L'apport vers Banyuls de populations riches mais en mauvais état est fréquent aussi en mai-juin; on peut penser que l'extension de la zone de dilution rhodanienne véhicule un plancton qui est déjà entré dans la phase sénescente de son évolution.

Entre février et mai, les espèces dominantes changent d'une année à l'autre : les plus nombreuses sont le *Chaetoceros curvisetus,*

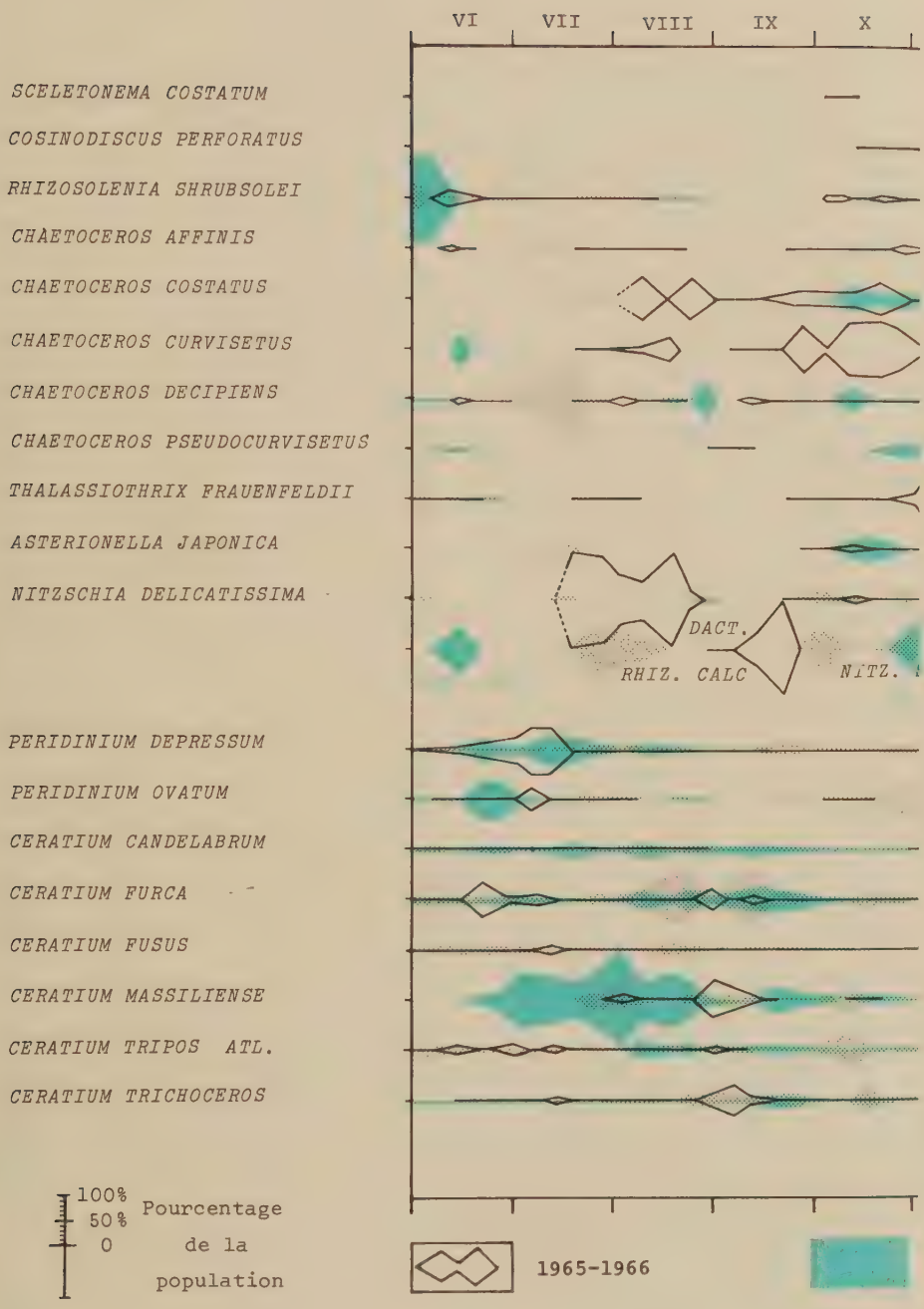
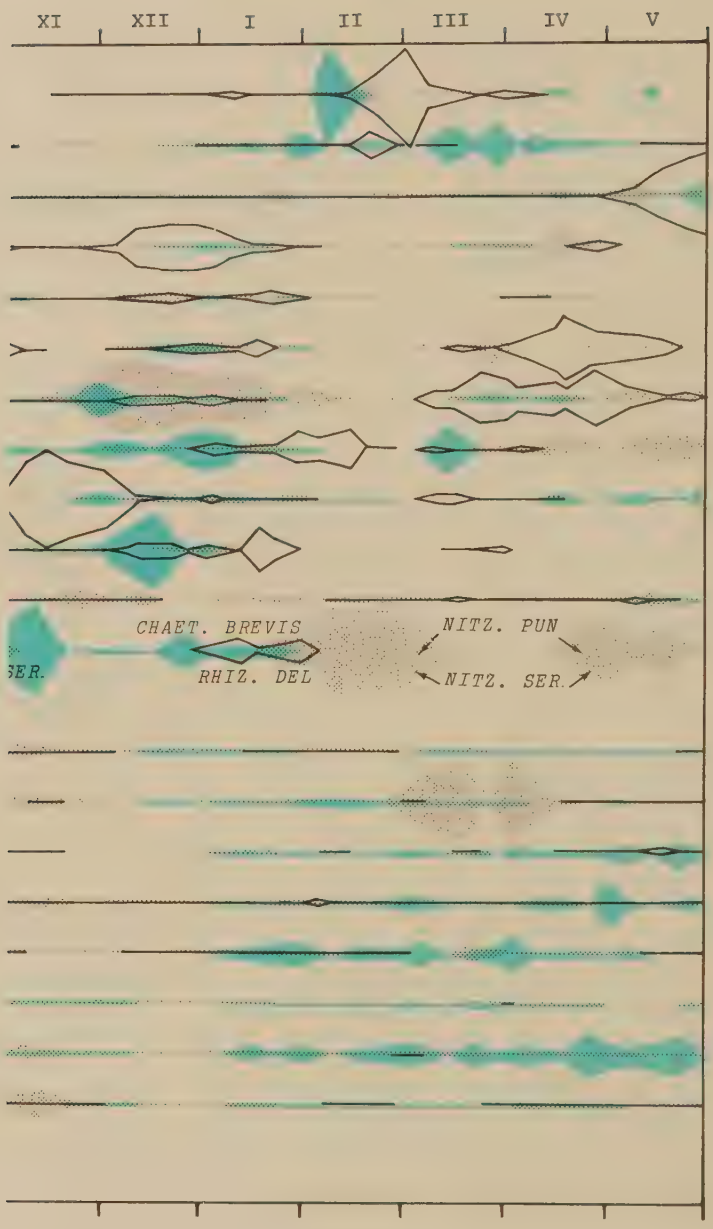


FIG. 2. — Cycle annuel des principales espèc
la population totale).



1966-1967 1967-1968

es de filet *(en pourcentage de*

abondant en 1966, le groupe des *Nitzschia* (surtout en 1968) et le *Chaetoceros insignis* Prosk-Lavr (1) : ce *Chaetoceros* appartient au groupe des Laciniosus; malgré sa petite taille, les chromatophores pénètrent à l'intérieur des soies ce qui est un critère pour l'inclure dans ce groupe dont il se distingue par ses fenêtres étroites et ses soies terminales non différenciées.

Les espèces de *Nitzschia* régulièrement présentes sont : *Nitzschia seriata, Nitzschia delicatissima, Nitzschia pungens* et *Nitzschia closterium* (qu'il faudrait maintenant appeler, d'après Reimann et Lewin, 1964, *Cylindrotheca closterium*). Il faut souligner la présence massive de *Nitzschia pungens* qui est certainement plus abondante en Méditerranée que ne le laisse supposer la littérature; la confusion avec *Nitzschia seriata* est probable. A la suite du travail très complet de Hasle (1964, 1965) la détermination des « *Nitzschia seriata* » et « *Nitzschia delicatissima* » devient très délicate en microscopie optique, ces deux groupes ayant éclaté en plusieurs espèces.

De grandes Diatomées, *Chaetoceros decipiens* et *Rhizosolenia imbricata shrubsolei* notamment peuvent être abondantes dans les filets à la fin de cette période.

2) *Période estivale*

Le passage de la dominance des Diatomées à celle des Péridiniens dans les populations de filet (fig. 2, dépliant) limite l'été biologique pendant lequel la densité du phytoplancton superficiel est souvent inférieure à 2 000 c/l. Sous la thermocline le plancton est plus riche et *Nitzschia closterium* est bien représenté à 50 m. Seule *Nitzschia delicatissima* semble capable de proliférations estivales superficielles.

Les numérations au microscope inversé indiquent clairement que la dominance des Dinoflagellés dans les filets ne traduit pas une augmentation absolue de leur densité mais un déficit en Diatomées; il s'agit-là d'une dominance précaire que la moindre prolifération de Diatomées peut interrompre. Cette relative constance des Péridiniens de grande taille avait été pressentie par les auteurs espagnols qui les prenaient comme référence pour l'estimation de la richesse en Diatomées.

Les espèces caractéristiques changent chaque année; on peut citer en premier lieu quelques *Ceratium : Ceratium contrarium, massiliense massiliense, trichoceros* et *tripos atlanticum;* ensuite

(1) Je tiens à remercier M. Margalef qui m'a permis de déterminer cette espèce.

Peridinium depressum et quelques espèces pérennes, *Ceratium furca, Ceratium fusus, Peridinium ovatum*. Parmi les Diatomées on rencontre fréquemment *Hemiaulus hauckii, Rhizosolenia calcaravis, Dactyliosolen mediterraneus* (dont les cellules sont le plus souvent sans chromatophores et recouvertes par l'épiphyte *Solenicola setigera*), *Chaetoceros decipiens* et le groupe des *Nitzschia*.

La transition entre « l'été » et « l'automne-hiver » dépend de la disparition de la thermocline qui provoque une prolifération immédiate des Diatomées permise par l'apport de sels minéraux dans les strates éclairées. La floraison automnale semble d'autant plus prononcée que la rupture de la stabilité thermique est précoce et rapide comme le montrent ces quelques chiffres : qui se rapportent à l'augmentation de la densité du phytoplancton :

— de 380 à 1 120 000 c/l en surface entre le 21 et le 27 septembre 1965, la température variant dans le même temps de 14°7 à 17°4 à 50 m de profondeur; *Chaetoceros curvisetus, Leptocylindrus danicus* et *Chaetoceros costatus* dominent alors;

— de 200 à 270 000 c/l (*Nitzschia delicatissima, Rhizosolenia fragilissima*) du 26 septembre au 6 octobre 1966, pour une variation de température profonde de 15°2 à 19°9;

— de 1 000 à 40 000 (*Nitzschia seriata*) entre le 16 et le 25 octobre en 1967 pour une augmentation de température de 14°6 à 16°7.

3) *Période automno-hivernale*

La durée de la floraison automnale conditionne la richesse de la phase automno-hivernale dont la pauvreté relative n'a pas de rapport avec celle de l'été dans les couches superficielles.

1965 — La population mixte responsable de la prolifération automnale reste en place à des concentrations supérieures à 50 000 c/l jusqu'à la mi-novembre; elle est accompagnée de quelques autres espèces : *Chaetoceros socialis, Asterionella japonica, Thalassiothrix nitzschioides. Asterionella japonica* domine toutes les autres espèces en décembre (minimum hivernal, moins de 10 000 c/l) et prolifère bien au milieu du mois de janvier (500 000 c/l) époque à laquelle elle est remplacée par un plancton à *Chaetoceros* de petite taille puis par *Sceletonema costatum*.

1966 — La densité moyenne est voisine de 100 000 c/l en octobre. La population de *Nitzschia delicatissima, Chaetoceros socialis, Rhizosolenia fragilissima, Asterionella japonica, Lepto-*

cylindricus danicus et *Nitzschia closterium* responsable de cette floraison persiste en novembre et décembre; elle est accompagnée de *Thalassiothrix nitzschioides*. Sa teneur moyenne est de 20 000 c/l pendant ces deux mois; elle baisse encore en janvier ou les planctontes dominants sont *Chaetoceros insignis*, *Chaetoceros pseudocurvisetus* et *Leptocylindricus danicus*.

1967 — La disparition tardive et progressive de la thermocline a limité la floraison à la couche superficielle. La pauvreté du mois de novembre rappelle celle des mois d'été avec moins de 1 000 individus/litre; il en est ainsi jusqu'au milieu du mois de janvier où commence à se développer *Rhizosolenia delicatula* jusqu'au milieu de février (15 000 c/l). Les eaux rhodaniennes apportent alors un plancton riche à *Nitzschia pungens* et *Nitzschia seriata*.

Importance relative des différentes espèces

La liste des 50 espèces les plus abondantes (tableau III) à Banyuls pendant les trois années est comparée à celle de Castellón dressée à partir de données de Margalef. Ce mode de classement avantage les espèces à développement « explosif », mais quand il est basé sur un aussi grand nombre de numérations (1040) il permet de bien dégager les constituants représentatifs d'une aire géographique déterminée.

A Banyuls, la Diatomée quantitativement la mieux représentée est *Sceletonema costatum* avec 37 700 c/l, valeur élevée qui n'est due qu'à quelques prélèvements de plusieurs millions de cellules; sa présence est limitée à la phase printanière.

Nitzschia delicatissima, classée en tête à Castellón est encore plus abondante à Banyuls (fig. 3b), sans que sa répartition saisonnière présente une régularité quelconque. Elle peut proliférer en été sous la thermocline (1 500 000 c/l en juillet 1967), mais elle est très bien représentée aussi en février-mars 1968 et durant la floraison automnale 1966.

Chaetoceros curvisetus est placée en troisième position surtout du fait de sa forte participation à la floraison automnale 1965; encore bien représentée en janvier puis en avril-mai 1966, sa présence devient très épisodique par la suite.

Asterionella japonica est automno-hivernale avec un maximum de 300 000 c/l en janvier 1966; elle est ensuite presque complètement absente de tous les prélèvements. Dans d'autres régions méditerranéennes elle est caractéristique de la floraison automnale.

TABLEAU III

Classement des principales espèces à Banyuls et à Castellón
(d'après MARGALEF, 1963)
NC = non classé

Banyuls (1965–1968)	Castellõn			Castellõn (1960–1962)	Banyuls		
	c/l	N°	c/l		c/l	N°	c/l
1–*Sceletonema costatum*	37 682	50	18	*Nitschia delicatissima*	3 044	2	11 687
2–*Nitzschia delicatissima*	11 687	1	3 044	*Chaetoceros compressus*	2 397	23	375
3–*Chaetoceros curvisetus*	7 100	16	220	*Chaetoceros vixvisibilis*	1 600	NC	–
4–*Chaetoceros insignis*	4 763	NC	–	*Leptocylindrus danicus*	1 170	7	2 180
5–*Asterionella japonica*	3 427	17	206	*Cyclotella caspia*	1 000	77	1
6–*Nitzschia seriata*	2 330	6	697	*Nitzschia seriata*	697	6	2 330
7–*Leptocylindrus danicus*	2 180	4	1 170	*Peridinium sp.*	627	NC	–
8–*Nitzschia pungens*	1 729	35	49	*Rhizosolenia imbricata shr.*	565	24	319
9–*Chaetoceros costatus*	1 310	NC	–	*Thalassiothrix nitzschioides*	561	22	412
10–*Rhizosolenia delicatula*	1 204	37	40	*Exuviella baltica pus.*	557	81	< 1
11–*Nitzschia closterium*	879	12	352	*Guinardia flaccida*	433	40	23
12–*Chaetoceros socialis*	784	NC	–	*Nitzschia closterium*	352	11	879
13–*Leptocylindrus minimus*	681	NC	–	*Porella perforata*	352	107	< 1
14–*Thalassiosira decipiens*	663	NC	–	*Rhizosolenia stolterfothii*	343	27	208
15–*Chaetoceros decipiens*	602	27	80	*Dactyliosolen mediterraneus*	273	44	19
16–*Chaetoceros didymus*	580	116	1	*Chaetoceros curvisetus*	220	3	7 100
17–*Rhizosolenia fragilissima*	540	19	201	*Asterionella japonica*	206	5	3 427
18–*Bacteriastrum delicatulum*	509	29	79	*Cerataulina bergonii*	206	28	191
19–*Thalassiothrix frauenfeldii*	509	48	19	*Rhizosolenia fragilissima*	201	17	540
20–*Chaetoceros affinis*	485	24	100	*Rhizosolenia alata*	145	34	48
21–*Chaetoceros pseudocurvisetus*	469	128	1	*Chaetoceros diversus*	128	35	42
22–*Thalassiothrix nitzschioides*	412	9	561	*Prorocentrum triestinum*	114	NC	–
23–*Chaetoceros compressus*	375	2	2 397	*Hemiaulus sinensis*	105	39	26
24–*Rhizosolenia imbricata shr.*	319	8	565	*Chaetoceros affinis*	100	20	485
25–*Chaetoceros brevis*	283	62	13	*Peridinium nudum*	93	30	165
26–*Chaetoceros danicus*	230	92	4	*Oxytoxum mediterraneum*	88	NC	–
27–*Rhizosolenia stolterfothii*	208	14	343	*Chaetoceros decipiens*	80	15	602
28–*Cerataulina bergonii*	191	18	206	*Ceratium furca*	80	37	30
29–*Chaetoceros lauderi*	171	126	1	*Bacteriastrum delicatulum*	79	18	509
30–*Peridinium nudum*	165	25	93	*Hemiaulus hauckii*	74	33	54
31–*Chaetoceros lorenzianus*	106	128	1	*Peridinium trochoideum*	59	77	1
32–*Chaetoceros laciniosus*	59	97	3	*Chaetoceros perpusillus*	58	114	< 1
33–*Hemiaulus hauckii*	54	30	74	*Prorocentrum micans*	58	47	15
34–*Rhizosolenia alata gr.*	48	20	145	*Rhizosolenia calcaravis*	54	46	19
35–*Chaetoceros diversus*	42	21	128	*Nitzschia pungens*	49	8	1 729
36–*Thalassiosira rotula*	30	NC	–	*Ceratium fusus*	46	51	10
37–*Ceratium furca*	30	28	80	*Rhizosolenia delicatula*	40	10	1 204
38–*Rhizosolenia setigera*	28	NC	–	*Schroederella delicatula*	32	90	< 1
39–*Hemiaulus sinensis*	26	23	105	*Exuviella compressa*	31	116	< 1
40–*Guinardia flaccida*	23	11	433	*Chaetoceros rostratus*	29	54	7
41–*Peridinium minusculum*	23	42	26	*Peridinium cerasus*	27	114	< 1
42–*Chaetoceros peruvianus*	22	45	23	*Peridinium minusculum*	26	41	23
43–*Eucampia zoodiacus*	22	129	1	*Coscinodiscus radiatus*	24	59	4
44–*Dactyliosolen mediterraneus*	19	15	273	*Asterionella mediterranea*	24	89	< 1
45–*Peridinium ovatum*	19	NC	–	*Chaetoceros peruvianus*	23	42	22
46–*Rhizosolenia calcaravis*	19	34	54	*Exuviella baltica*	21	81	< 1
47–*Prorocentrum micans*	15	33	58	*Ceratium massiliense*	21	70	2
48–*Bacteriastrum hyalinum*	15	82	4	*Thalassiothris frauenfeldii*	19	19	509
49–*Bacteriastrum mediterraneum*	12	NC	–	*Rhizosolenia robusta*	19	88	< 1
50–*Lauderia borealis*	11	NC	–	*Sceletonema costatum*	18	1	37 682

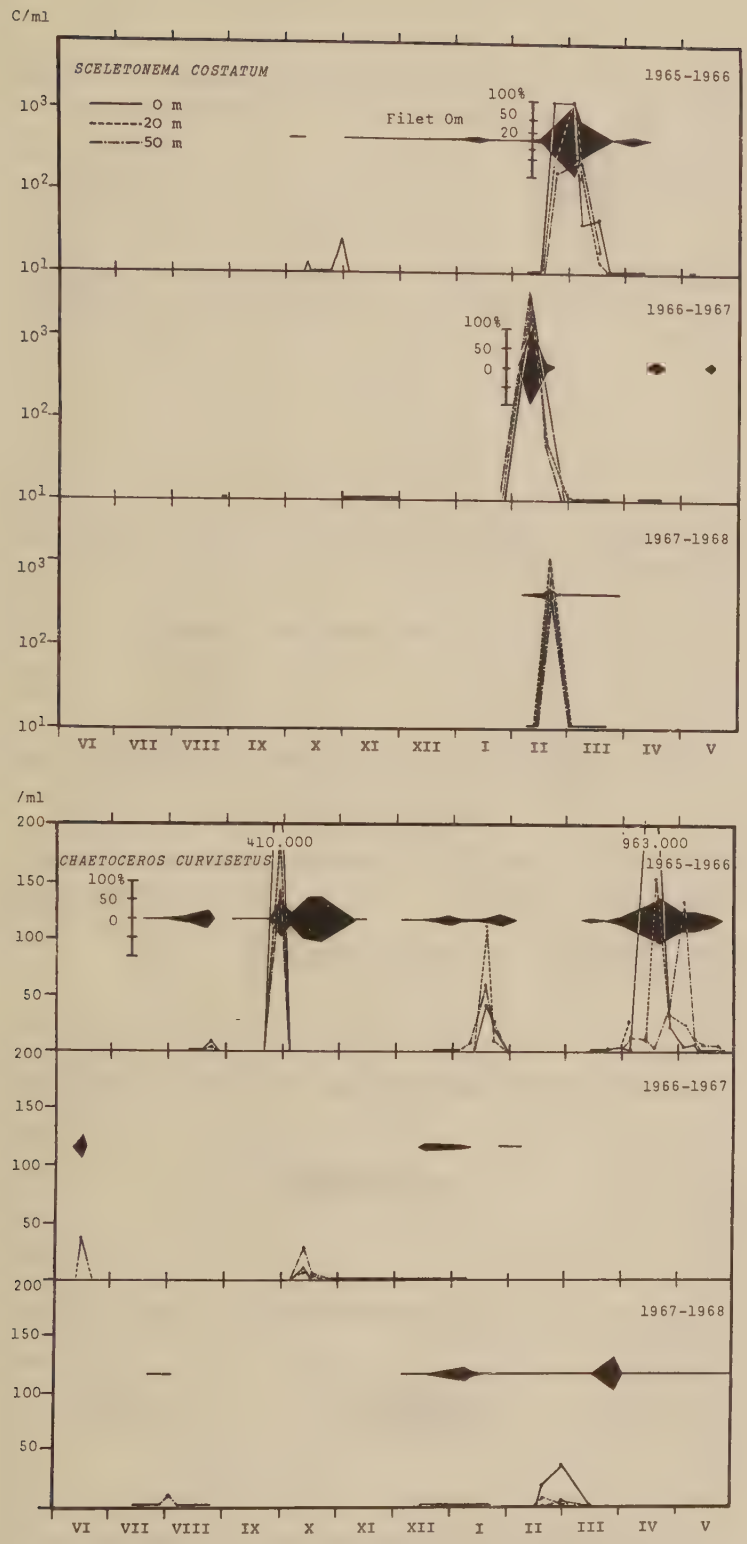


Fig. 3. — Cycles annuels de quelques espèces abondantes dans les échantillons sédimentés (avec le rappel du pourcentage dans les prélèvements au filet).

Fig. 3a. — *Sceletonema costatum, Chaetoceros curvisetus.*

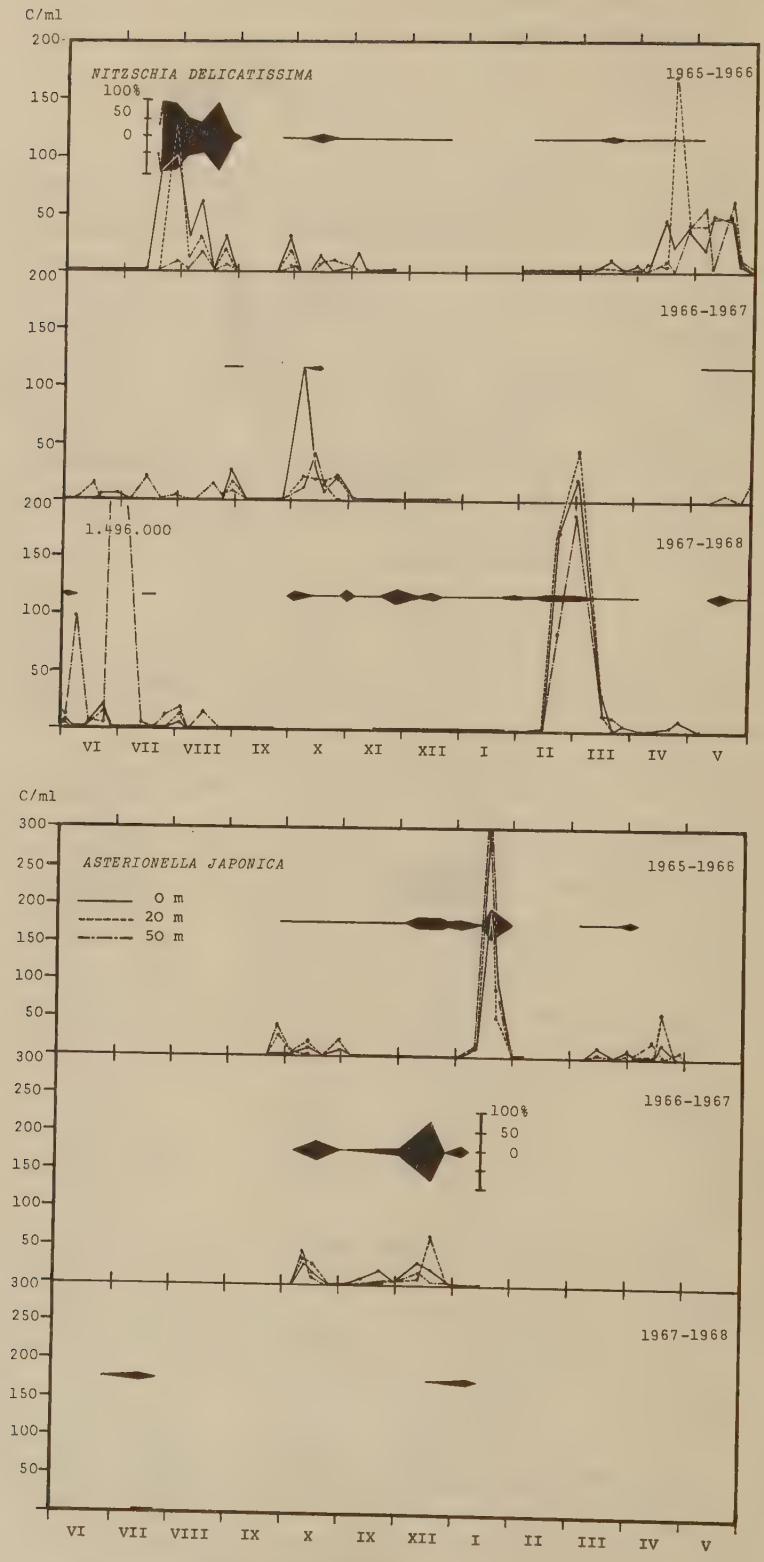
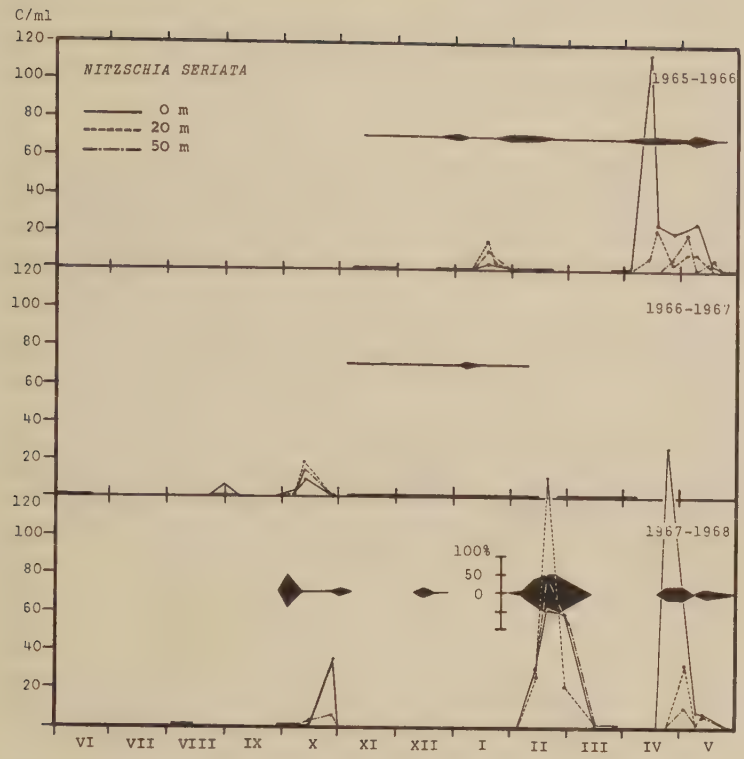


Fig. 3b. — *Nitzschia delicatissima, Asterionella japonica.*



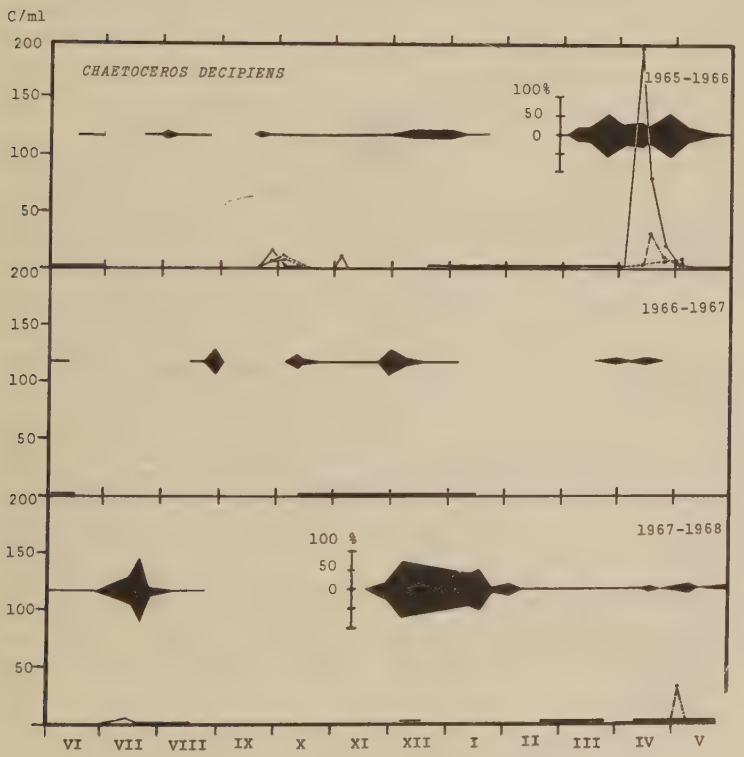


Fig. 3c. — *Nitzschia seriata, Chaetoceros decipiens.*

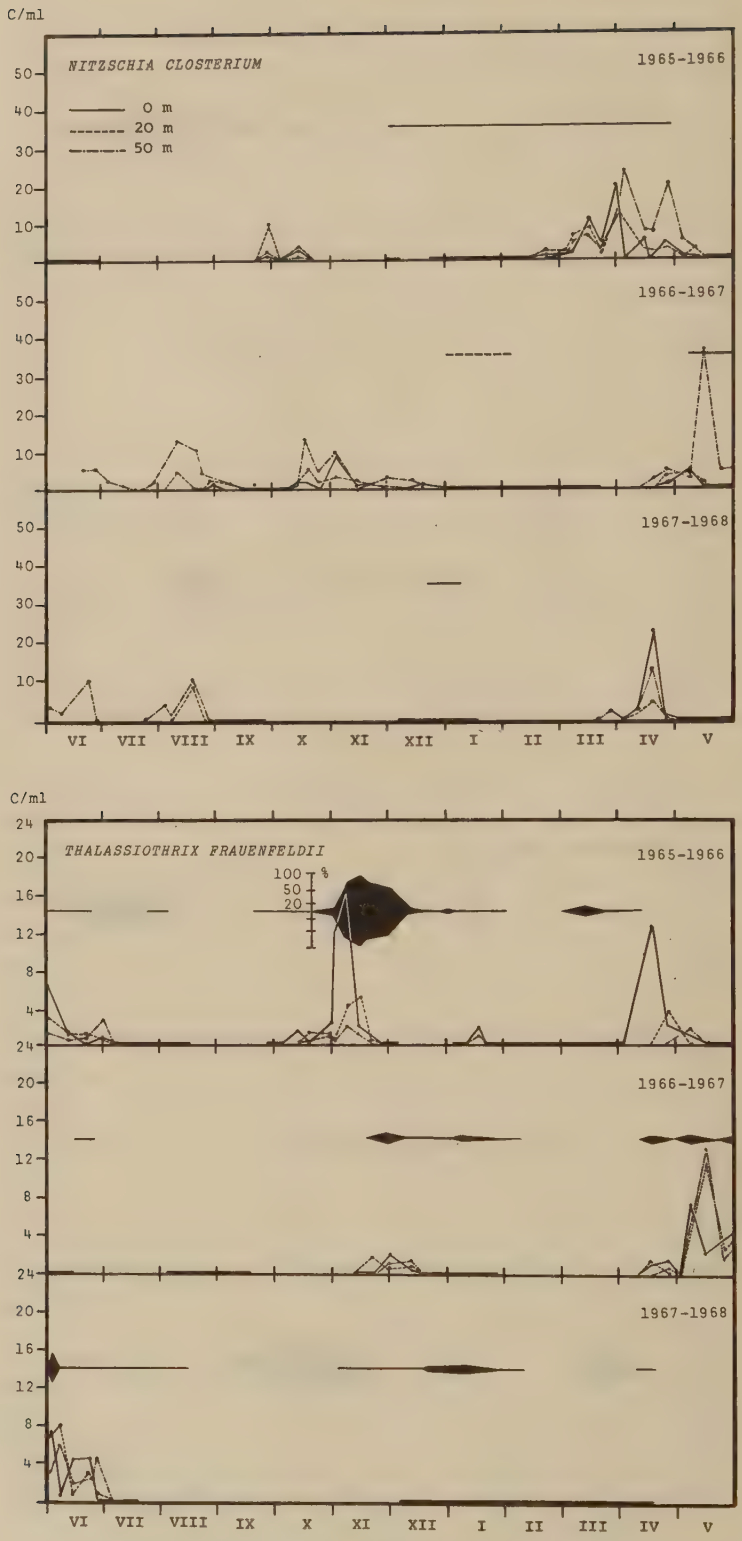


Fig. 3d. — *Nitzschia closterium, Thalassiothrix frauenfeldii.*

Comme les autres espèces du même genre, *Nitzschia seriata* et *Nitzschia pungens* ne présentent pas de cycle régulier; très peu abondantes entre juin et octobre, elles sont susceptibles de se développer à un quelconque autre moment : prolifération automnale, janvier-février ou avril-mai.

En dehors de la poussée printanière on trouve régulièrement l'espèce *Leptocylindricus danicus* qui ne dépasse qu'exceptionnellement 50 000 c/l.

Sur la figure 3, j'ai représenté les fluctuations saisonnières de deux autres espèces plus éloignées dans l'échelle d'abondance : *Chaetoceros decipiens* (fig. 3c) qui est très bien recueilli par le filet et *Thalassiothrix fauenfeldii* (fig. 3d) constituant normal de la poussée automnale; à partir de mai 1967 cette espèce n'a plus jamais dépassé la valeur de 1 000 c/l; elle est souvent associée à *Thalassiothrix nitzschioides*.

Comparaison avec le plancton de Castellón

Il faut évidemment tenir compte du fait que les prélèvements qui servent à cette comparaison sont séparés par trois années; on peut cependant penser que pour les espèces les plus abondantes il y a eu peu de changements.

Sur le plan floristique le groupe des Dinoflagellés est plus important à Castellón : ainsi *Exuviella baltica*, 10e à Castellón avec une moyenne de 577 c/l n'est que 81e à Banyuls avec moins de 1 c/l. *Prorocentrum triestinum, Oxytoxum mediterraneum, Exuviella baltica pusilla, Peridinium trochoideum, Exuviella baltica, Exuviella compressa, Peridinium cerasus* et *Ceratium massiliense* sont très caractéristiques de Castellón. Par contre *Peridinium ovatum*, qui n'a été récolté ni à Castellón ni à Marseille, est parfois abondant à Banyuls dans les prélèvements au filet.

Parmi les Diatomées, le genre *Chaetoceros* comporte 12 espèces plus abondantes à Banyuls dont trois n'ont pas été trouvées à Castellón dans les prélèvements d'eau : *Chaetoceros insignis, socialis* et *costatus;* sept autres, *Chaetoceros didymus, pseudocurvisetus, brevis, danicus, lauderi, lorenzianus, pelagicus* sont bien mieux représentées à Banyuls; 59 c/l contre 3 c/l pour le 14e *Chaetoceros* classé. Seul *Chaetoceros compressus* est plus abondant à Castellón.

Fréquentes à Banyuls, les espèces *Thalassiosira decipiens, Thalassiosira rotula, Lauderia borealis, Leptocylindrus minimus* et *Bacteriastrum mediterraneum* ne figurent pas dans les prélève-

ments de Castellón entre 1960 et 1962. Quantitativement le phytoplancton est plus riche à Banyuls : 37 600 contre 3 044 pour l'espèce dominante, 106 contre 59 pour celle classée au 31° rang; au-delà, la balance devient légèrement favorable à Castellón où la diversité spécifique est plus accentuée.

TABLEAU IV

Principales espèces des planctons de Banyuls et de Castellón (l'échelle du haut du tableau correspond à l'écart entre les classements du tableau III)

Non Clas.	> 20	20–10	10–5	< 5	5–10	10–20	> 20	Non clas.
				Nit del				
				Nit ser				
				Lept dan				
Chaet ins	Sc cost	Chaet cur		Nit clos	Cer berg	Rhiz imb	Chaet com	*Pro tri*
Chaet cos	Nit pun	Ast jap		Rhiz fra	*Cer furc*	Thal nit	Cycl cas	*Oxy med*
Chaet soc	Rhiz del	Chaet dec		Chaet aff		Rhiz sto	*Ex bal p*	
Lept min	Chaet did	Bact del		*Per nud*		Rhiz ala	Guin fla	
Thal dec	Thal fra			Hem hauc		Chaet div	*Por perf*	
Thal rot	Chaet pse			*Per min*		Hem sin	Dact med	
Rhiz set	Chaet bre			Chaet per		*Pro mic*	*Per troc*	
Per ovat	Chaet dan					Rhiz cal	Chaet per	
Bact med	Chaet ter					*Cer fus*	Schr del	
Laud bor	Chaet lor					Chaet ros	*Ex ba*	
	Chaet pel					Cosc rad	*Ex comp*	
	Euc zood						*Per cer*	
	Bact hyal						Ast jap	
							Cer mass	
							Rhiz rob	

← Banyuls ——————————————————————— Castellon →

En conclusion quelques caractéristiques de leur structure de population permettent de différencier ces deux localités :

1) prédominance marquée des Diatomées à Banyuls.
2) densité du phytoplancton très supérieure à Banyuls.
3) la distribution des individus en espèces présente une pente plus forte à Banyuls où la 5° espèce est dix fois moins abondante que la première alors que cette proportion n'est, à Castellón, atteinte que pour la 15°.

Le phytoplancton du golfe de Marseille semble avoir plus d'affinités avec celui de Banyuls. Les espèces *Chaetoceros costatus, Chaetoceros socialis, Leptocylindrus minimus, Thalassiosira decipiens*

et *Lauderia borealis* y sont bien représentées. Les cinq espèces principales, *Asterionella japonica, Chaetoceros compressus, Chaetoceros curvisetus, Nitzschia seriata* et *Sceletonema costatum* se retrouvent, sauf *Chaetoceros compressus,* parmi les six premières de Banyuls.

III. — RÉPARTITION SPATIALE

Distribution verticale

La répartition verticale concernant l'ensemble des trois années (fig. 4) peut être qualifiée d'homogène. De la surface vers le fond les pourcentages respectifs sont de 22, 26, 20, 17 et 15; ce maximum

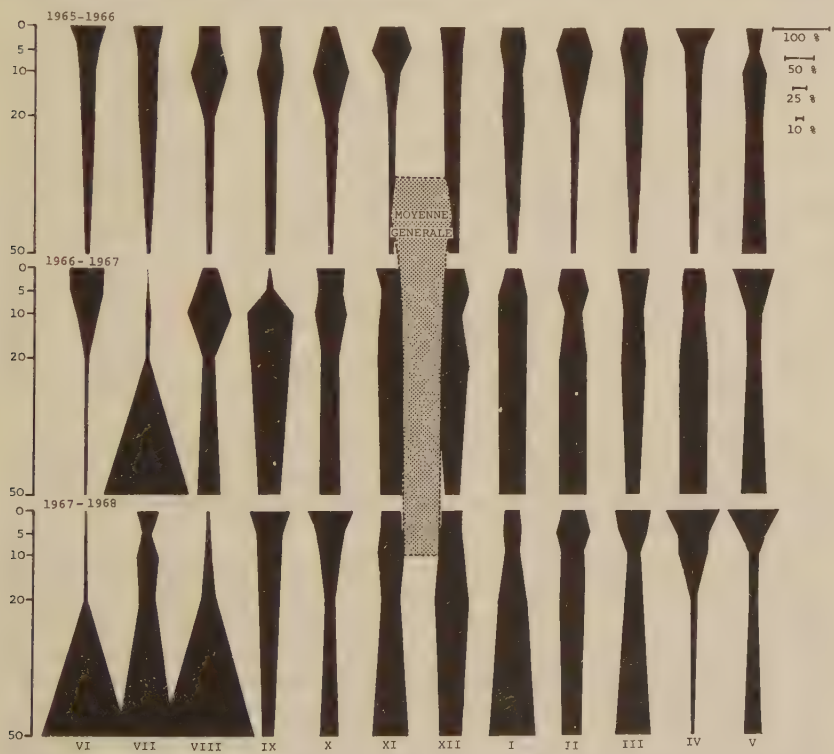


Fig. 4. — Distribution verticale des Diatomées au point côtier *(en pourcentage de la population totale des 5 profondeurs).*

subsuperficiel est normal. La fréquence du brassage des eaux par le vent explique en partie cette homogénéité; elle est plus marquée que celle des nanoflagellés (Jacques, 1968) qui demeurent liés aux basses salinités superficielles.

En été cependant on rencontre fréquemment de fortes concentrations de Diatomées à 50 m, tout particulièrement en 1967 (tableau V). La thermocline bien dessinée à Banyuls offre un écran à la diffusion des sels dissous vers les couches superficielles; les couches profondes, suffisamment éclairées sont alors le siège d'une photosynthèse active. Il est probable que la reminéralisation est intense au niveau de la thermocline où la chute des cadavres animaux et des débris végétaux est freinée; ceci permet une forte production que des prélèvements très rapprochés de part et d'autre de cette discontinuité permettrait de détailler. Dans le golfe de Marseille, M. Travers indique au contraire que les petites floraisons estivales sont limitées aux eaux superficielles.

Tableau V

Densité moyenne des Diatomées à diverses profondeurs au point côtier (en c/l)

	65–66	66–67	67–68	Moyenne
0	172	115	100	129
5	166	153	116	146
10	179	100	78	122
20	104	120	78	102
50	50	120	103	90

En hiver, quoique la production soit souvent nulle à 50 m (non publié) la répartition verticale de la biomasse phytoplanctonique reste homogène; la multiplication explosive de *Sceletonema* intéresse l'ensemble de la colonne d'eau.

La confrontation des données de plusieurs auteurs sur la distribution verticale de certaines espèces est peu convaincante certainement parce que la corrélation avec la profondeur est indirecte. La seule espèce qui présente une répartition particulière est *Nitzschia closterium* qui domine régulièrement dans les couches profondes. Si en été de nombreuses espèces se développent bien sous la thermocline, cela n'est pas imputable à une exigence physiologique, mais aux conditions d'ensemble du milieu qui sont favorables à la photosynthèse.

Variations avec l'éloignement de la côte

Cette influence côtière sera précisée ultérieurement par l'étude comparée des teneurs en chlorophylles aux différentes stations. Sur le plan de la composition spécifique les populations sont le plus souvent semblables aux points B, C et E, exception faite de quelques cas de proliférations de Diatomées près de la côte au moment d'apports d'eau douce locaux.

Quantitativement la densité diminue de la côte vers le large; les quelques valeurs synchrones du tableau VI indiquent que, si

Tableau VI

Densité des populations phytoplanctoniques aux différents points (en c/l)

Date	B	C	E
1965 27-8	140	210	250
22-9	380	620	1930
18-12	13 660	5 700	4560
1966 22-1	24 900	13 900	560
28-3	108 000	2 250	60
1-7	300	250	220
3-8	340	340	180
24-8	1 880	40	40
28-11	21 000	5 520	14 380
1967 21-2	122 000	17 000	9 560
28-3	2 040	380	280
11-4	20	220	0
9-5	19 400	2 920	460
2-8	9 540	4 900	400
1-9	1 390	20	20
3-10	5 200	20	30
24-10	39 620	220	20
24-11	390	430	260
23-12	2 680	2 500	1 610
1968 5-2	26 800	26 500	4 940
4-4	2 260	280	230
3-5	338 000	27 000	290

la répartition est homogène dans le cas de plancton pauvre, la diminution est rapide vers le large dès que la densité dépasse 10 000 c/l au point B. Le 25 février 1966 les teneurs en *Sceletonema* des eaux superficielles passent de 3 986 000 c/l au point côtier à 3 440 000 au point C, 40 600 au point D et 2 320 au point E.

IV. — DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, DIVERSITÉ PIGMENTAIRE, SUCCESSION

Les écosystèmes étant composés de différents éléments ordonnés suivant un certain schéma, il est possible de mesurer différents degrés de structuration, que ce soit au niveau de la répartition des individus en espèces (diversité spécifique) ou à celui des pigments assimilateurs (diversité pigmentaire), par exemple, pour le phytoplancton.

Je n'ai calculé la diversité spécifique que sur la fraction du plancton recueillie au filet; l'incertitude de détermination du nanoplancton et de certaines Diatomées, de même que le nombre souvent faible d'éléments phytoplanctoniques recensés m'ont fait renoncer à un calcul semblable pour les prises analysées au microscope inversé. Bien que la variation des pigments assimilateurs n'ait pas du tout été envisagée ici, j'ai préféré parler en même temps des deux indices qui servent tous deux à définir le degré de complexité du phytoplancton.

Je rappellerai tout d'abord quelques notions fondamentales qui sont remarquablement exposées dans différents articles de Margalef dont les principaux seront cités dans les références bibliographiques.

1. Diversité spécifique

La diversité biotique d'une communauté d'organismes peut être calculée par différents indices qui s'appuient généralement sur une hypothèse préalable déduite de l'observation de populations naturelles : un très petit nombre d'espèces est représenté par une forte densité d'individus, puis le nombre d'espèces de densité moindre va croissant; les espèces « rares » sont très nombreuses.

La connaissance du nombre total d'individus et du nombre d'espèces de l'échantillon suffit au calcul de ces indices, à condition que l'on admette, à priori, l'ajustement de la population à certaines courbes théoriques. Celles-ci peuvent être de type logarithmique, log normale ou

suivre une progression géométrique (Motomura, 1932) qui pourrait être une conséquence de la lutte pour la vie (Inagaki, 1967). L'indice le plus simple est certainement celui de Gleason (1922) : $d = s - 1/\log_e N$ où s est le nombre d'espèces et N le nombre total d'individus.

La valeur de ces indices dépend de l'ajustement des populations naturelles à ces courbes théoriques; dans les milieux équilibrés il se vérifie bien, mais on peut préférer, dans les écosystèmes soumis à de fréquentes variations de facteurs du milieu (ce qui est le cas pour le plancton de Banyuls), utiliser un indice qui ne tienne pas compte d'une distribution préalable théorique des individus en espèces.

Margalef (1957) a établi un index de diversité biotique qui fait intervenir non seulement le nombre total d'individus mais aussi les nombres d'individus de chaque espèce. Il est basé sur la formule de Shannon (1948) dans sa théorie de l'information : $D = -p_i \log_2 p_i$ où p_i est la probabilité de rencontre de chaque espèce. Le nombre de décisions équiprobables qu'il est nécessaire de prendre pour identifier un individu quelconque représente la diversité en unités du système binaire (bits); elle s'exprime par :

$$d = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{Na!\, Nb! \ldots Ns!}$$

avec N qui représente le nombre total d'individus, Na celui de l'espèce a.....; cet indice peut varier de 0 pour une population monospécifique jusqu'à une valeur très proche de $\log_2$ de s quand les s espèces sont également représentées.

2. Diversité pigmentaire

Parallèlement aux fluctuations de la diversité spécifique, il est intéressant de suivre celles du quotient des densités optiques d'extraits acétoniques de pigments aux longueurs d'onde 430 mμ et 663 mμ (ce qui peut remplacer les rapports D.O 430 / D.O 665 souvent utilisés ou D.O 435 / D.O 670 des auteurs japonais).

663 mμ représente la longueur d'onde d'un des pics d'absorption spécifique de la chlorophylle a, 430 mμ celle de l'absorption maximale de plusieurs pigments dont les caroténoïdes, pigments accessoires dans la photosynthèse.

Ce quotient 430/663 sera bas chez des populations « jeunes », fortement productrices de chlorophylle a qui augmente plus vite que les autres dans des conditions de photosynthèse favorables. Une élévation de cet indice traduira un certain « vieillissement » des algues qui devrait également provoquer une augmentation de la diversité spécifique.

Les valeurs extrêmes rencontrées à Banyuls sont de 0,08 et de 5,22 pour la diversité spécifique, de 1,5 et 12 pour le rapport D.O 430 / D.O 663.

Théoriquement la corrélation entre les deux indices est forte. A Banyuls cependant elle est peu marquée (fig. 5), ce qui confirme

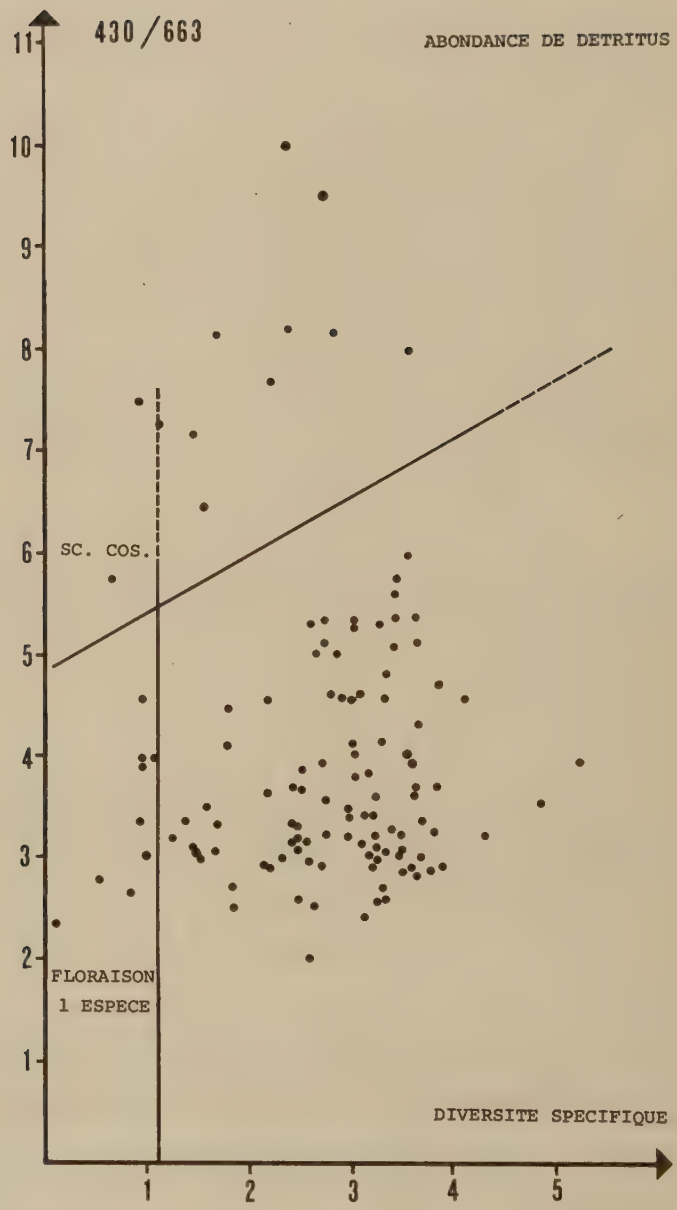


FIG. 5. — Corrélation entre les indices de diversité spécifique et de diversité pigmentaire.

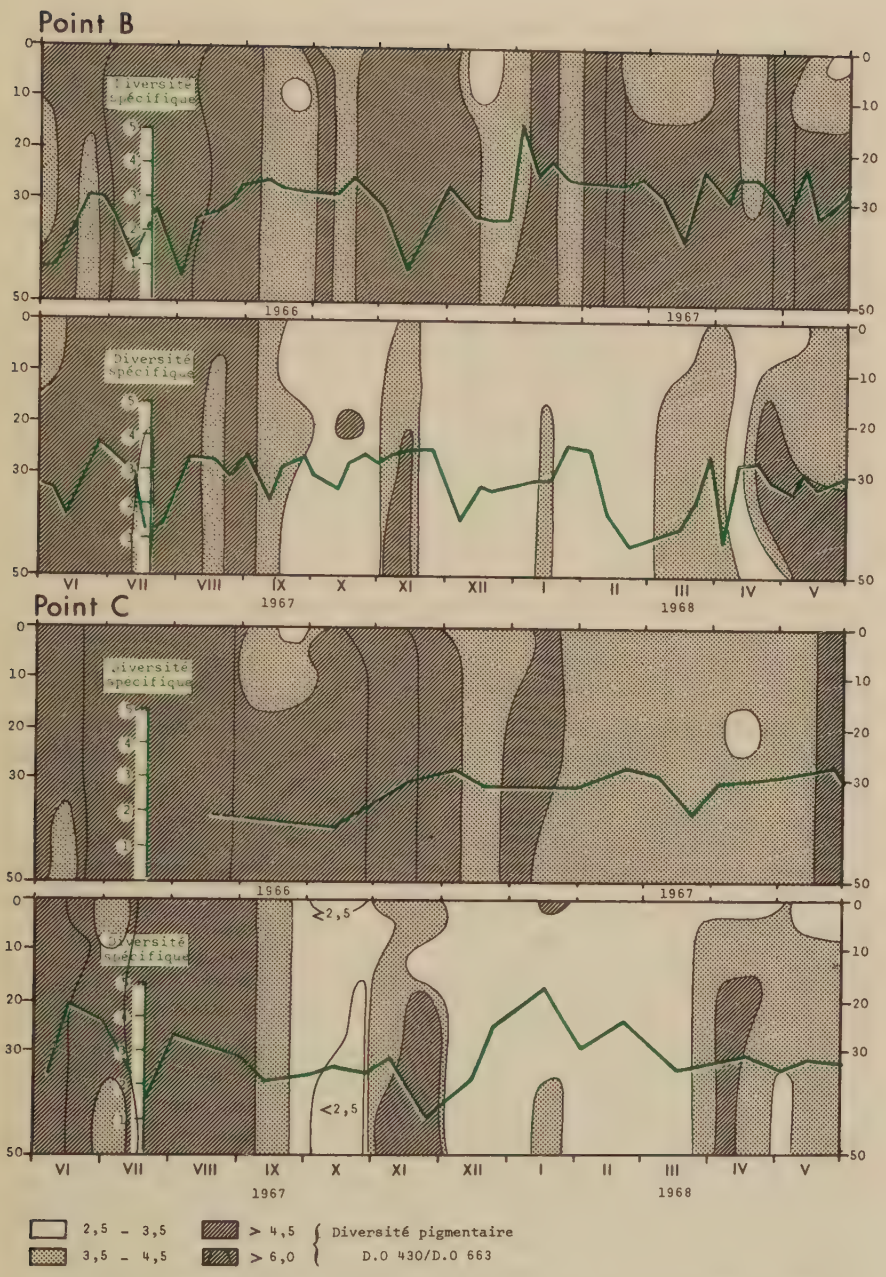


FIG. 6. — Variations de la diversité pigmentaire et de la diversité spécifique (prélèvements au filet), aux points B et C.

la grande instabilité du phytoplancton dont l'évolution est très rapide. Sur ce même graphique, les points isolés correspondant à une diversité pigmentaire supérieure à 5 et à une diversité spécifique inférieure à 3,5 représentent des prélèvements estivaux où la proportion d'agrégats organiques est maximale; le seston est ainsi enrichi en caroténoïdes, ce qui élève l'absorption à 430 mμ. Le caractère sénescent de la population de *Sceletonema costatum* en 1967 est souligné sur ce graphique par une basse diversité biotique et un quotient 430/663 élevé.

Les fluctuations saisonnières de ces indices confirment l'importance des variations saisonnières et interannuelles. Les phases de floraison printanière et automnale correspondent à de basses valeurs de diversité pigmentaire (fig. 6).

La diversité du phytoplancton est généralement élevée dans les eaux stabilisées estivales, excepté quelques valeurs basses sous la thermocline où le plancton se développe bien. Ainsi, en 1966,

Tableau VII

Rapports D.O. 430 mμ/D.O. 663 mμ aux points B et C
(les valeurs de la période estivale sont en italiques)

	Point B		Point C	
	juin 66 – juin 67	juin 67 – juin 68	juin 66–juin 67	juin 67 – juin 68
0	4,74 / *5,65*	3,17 / *6,54*	5,20 / *5,24*	3,43 / *7,01*
5	4,88 / *5,84*	3,24 / *6,34*	4,93 / *4,37*	3,49 / *5,11*
10	4,66 / *5,07*	3,37 / *5,64*	5,57 / *4,56*	3,39 / *6,69*
20	5,16 / *5,21*	3,62 / *5,50*	4,58 / *5,35*	3,80 / *5,22*
50	5,20 / *4,70*	3,63 / *4,90*	4,65 / *5,40*	4,22 / *4,94*

le rapport 430/663 est demeuré inférieur à 3 sous la thermocline alors qu'il est supérieur à 4 dans les couches supérieures (tableau VI).

La différence de diversité entre la période de stabilité estivale et celle d'homogénéité hivernale est particulièrement nette en 1967-68 : 3,5 en moyenne d'octobre à juin contre 6,0 en été.

L'homogénéité verticale et horizontale est caractéristique. Si on exclut le niveau 50 m proche du fond, la diversité pigmentaire diminue légèrement à partir de la surface; ce fait, assez paradoxal, provient des très fortes valeurs superficielles estivales car le gradient s'inverse de l'automne à l'été, les conditions de photosynthèse étant alors plus favorables en surface. Les valeurs des indices aux points B et C sont très voisines (tableau VII).

La tendance habituelle d'un écosystème est d'accroître sa maturité au cours de la succession des espèces. Dans le plancton, à partir du mélange vertical qui représente en quelque sorte le temps 0 de la succession, les populations tendent à se diversifier; la dominance passe des Diatomées aux Dinoflagellés qui sont mieux adaptés aux eaux stabilisées. A la suite de MARGALEF, il est classique de distinguer trois étapes dans une succession, chacune d'elles étant caractérisée par un certain groupe d'espèces.

A Banyuls on observe normalement deux successions dont les débuts sont marqués par des baisses de diversité :

— la première commence en début d'année avec les espèces *Sceletonema costatum, Rhizosolenia delicatula* et plusieurs espèces du genre *Chaetoceros;* elle se poursuit jusqu'à la fin de l'été, ou la dominance appartient aux *Ceratium* et à *Hemiaulus hauckii* dans les filets; ces espèces sont caractéristiques de la 3e étape de la succession (voir MARGALEF, 1967); cette troisième étape n'est jamais atteinte sous la thermocline et, paradoxalement, l'écosystème profond est alors moins « mûr » que celui de surface;

— la deuxième succession commence à la suite de la rupture de la stabilité thermique, par une prolifération de Diatomées de diversité supérieure à celle de la phase printanière. La convection verticale permanente ne permet jamais une stabilisation suffisante des conditions de milieu pour que l'écosystème puisse acquérir une maturité élevée; il n'y a que très rarement l'étape 3. La diversité s'élève en fin de succession car la compétition interspécifique est toujours réduite quand les conditions de photosynthèse ne sont pas favorables.

TABLEAU VIII

Diversité pigmentaire moyenne aux points B et C

	Point B	Point C	Moyenne
0	4,75	4,98	4,82
5	4,82	4,36	4,71
10	4,52	4,94	4,63
20	4,39	4,40	4,33
50	4,60	4,71	4,63

De toute façon, l'instabilité des conditions locales maintient le plancton de Banyuls dans un état de maturité inférieure à celui des côtes espagnoles : diversité spécifique plus faible, successions ne menant jamais à des stades d'évolution ultime avec des populations d'organismes nageurs à fortes ornementations.

V. — CARACTÉRISTIQUES SYNTHÉTIQUES DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES DE BANYULS

De cette étude détaillée du cycle des Diatomées et Péridiniens, il faut essayer de dégager les traits essentiels qui individualisent le plancton de Banyuls.

1. — Le phytoplancton de Banyuls est un plancton méditerranéen assez pauvre en espèces de Dinoflagellés, hormis celles du genre *Ceratium*; très peu d'espèces des genres *Prorocentrum, Phalacroma, Dinophysis, Amphisolenia* et surtout *Peridinium*. Parmi les 50 espèces les mieux représentées il y a seulement 5 Péridiniens contre 15 à Castellón.

2. — Parmi les Diatomées les plus représentatives, on peut citer *Sceletonema costatum*; l'ensemble du groupe des *Nitzschia, Chaetoceros curvisetus, Chaetoceros insignis, Asterionella japonica* et *Leptocylindrus danicus*.

3. — Si j'ai, au début de cet article, parlé de trois périodes à populations différentes, il est plus logique, en se référant à la diversité de ne considérer que deux successions par an. Chaque succession débute par une prolifération massive de Diatomées : la pre-

mière, en février, qui est due exclusivement à *Sceletonema costatum* apportée par les eaux rhodaniennes, la seconde en septembre-octobre lors de la rupture de la thermocline.

La première succession mène à des populations plus différenciées que la seconde, avec une dominance des Péridiniens; cependant, sous la thermocline, les Diatomées prolifèrent. L'ensemble du cycle peut être schématisé (fig. 7) de façon à faire ressortir les différences entre les deux successions.

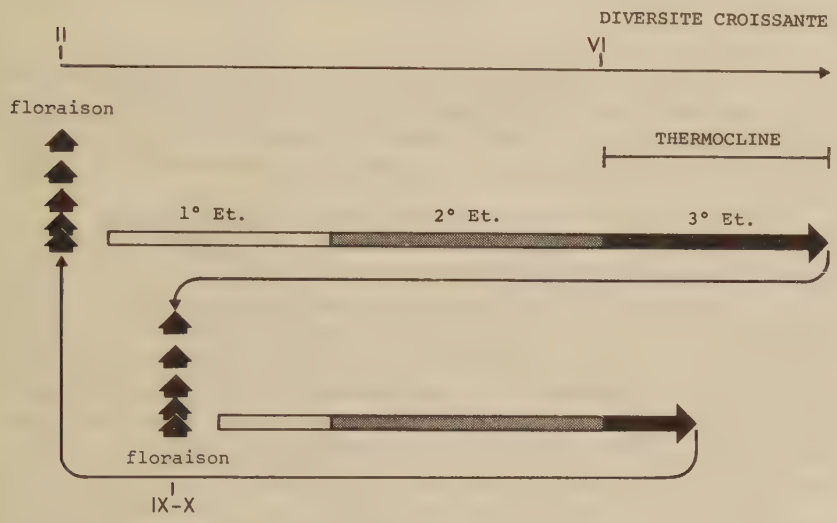


Fig. 7.— Schématisation du cycle annuel.

4. — La richesse moyenne des prélèvements (85 000 c/l pour les trois points, B, C et E) classe Banyuls et le Golfe du Lion parmi les aires géographiques les plus riches de la Méditerranée occidentale; la faible profondeur du golfe et la présence du Rhône le laissaient prévoir. Si la diversité pigmentaire paraît élevée pour une région de forte production, il faut y voir là l'influence des débris organiques. Le plancton vivant forme dans le Golfe du Lion une proportion particulièrement réduite de la masse totale (Jacques, 1967); il serait intéressant de déterminer la masse sestonique car cette matière morte constitue une réserve importante et un foyer de développement pour les bactéries; les grands détritus estivaux sont certainement responsables de l'élévation du quotient D.O. 430 mμ/D.O. 663 mμ entre juin et septembre.

5. — Enfin, d'une année à l'autre, d'une semaine à l'autre et même d'un jour à l'autre, les conditions de milieu, particulière-

ment la salinité, peuvent changer; ces fréquents apports d'eau douce superposent à la succession normale des phénomènes de translation et enrichissent les eaux en substances dissoutes et en métabolites dont le rôle sur la sélection des espèces et sur la production est encore imprécis.

RÉSUMÉ

Les variations saisonnières des Diatomées et des Dinoflagellés de la région de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) sont décrites à partir d'un millier de prélèvements effectués entre juin 1965 et juin 1968 et analysés suivant la méthode de sédimentation d'Utermöhl.

Les quelques traits caractéristiques des populations phytoplanctoniques de cette région sont les suivants :

1°) La population de Dinoflagellés est quantitativement pauvre. Il y a peu d'espèces des genres *Phalacroma, Dinophysis* et surtout *Peridinium*. Seul le genre *Ceratium* comporte de nombreuses espèces.

2°) Les Diatomées les plus représentatives de cette zone sont : *Sceletonema costatum, Nitzschia delicatissima, Chaetoceros curvisetus, Chaetoceros insignis, Asterionella japonica, Nitzschia seriata, Leptocylindrus danicus* et *Nitzschia pungens*.

3°) Le cycle annuel peut être divisé en deux périodes qui débutent chacune par une prolifération de Diatomées : la première, en février est due exclusivement à *Sceletonema costatum* (jusqu'à 5 millions de c/l) apportée par les eaux rhodaniennes; la seconde, en septembre-octobre, est provoquée par l'apport de sels dissous dans les couches superficielles, lors de la rupture de la thermocline.

4°) La teneur moyenne des Diatomées par prélèvements (80 000 c/l) fait de cette région du Golfe du Lion une des aires les plus riches de Méditerranée occidentale.

5°) Le matériel détritique est très important, particulièrement en été, où les grands débris organiques sont à l'origine d'une élévation anormale de la diversité pigmentaire.

6°) Les conditions locales, tout particulièrement la salinité, varient rapidement et les phénomènes de translation de populations sont fréquents.

SUMMARY

Seasonal variations of Diatoms and Dinoflagellates in the region of Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) are described from one thousand samples (june 1965 - june 1968) analysed following the Utermöhl's sedimentation method.

The main characters of the phytoplanktonic populations of this region are :

1°) The population of Dinoflagellates is quantitatively poor. A few species belong to the genus *Phalacroma, Dinophysis* and especially *Peridinium*. The genus *Ceratium* includes numerous species.

2°) Most representatives Diatoms of Banyuls waters are : *Sceletonema costatum, Nitzschia delicatissima, Chaetocerso curvisetus, Chaetoceros insignis, Asterionella japonica, Nitzschia seriata, Leptocylindrus danicus* and *Nitzschia pungens.*

3°) Annual cycle can be divided in two periods, each of them starting by a Diatom bloom : the first, in february, concerns exclusively *Sceletonema costatum* (up to 5 000 000 c/l) which is brought by the waters of the dilution zone of Rhône; the second one, in september-october, is due to the supply of dissolved salts in the superficial layers at the time of the breakdown of summer thermocline.

4°) The average content of Diatoms by sample (80 000 c/l), in this region of the Gulf of Lion, shows that it is one of the richest area in western Mediterranean.

5°) Detritic material is quite important, particularly in summer, when large organic detritus originate an abnormal increase in the pigments diversity.

6°) Local conditions, especially the salinity, vary rapidly and translations of populations are frequents phenomenous.

ZUSAMMENFASSUNG

Die jahreszeitlichen Schwankungen der Diatomeen und Dinoflagellaten der Gegend von Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) sind an Hand von ungefähr tausend, zwischen Juni 1965 und Juni 1968

entnommenen Proben beschrieben und nach der Utermöhl'schen Sedimentations- methode untersucht worden.

Folgende Eigenschaften kennzeichnen in erster Linie die Phytoplanktonpopulation dieser Gegend :

1. Die Population der Dinoflagellaten ist mengenmässig gering. Nur die Gattung *Ceratium* ist durch zahlreiche Arten vertreten, während nur wenige Arten der Gattugen *Phalacroma, Dinophysis* und vor allem *Peridinium* zu finden sind.

2. Die hauptsächlich vertretenen Diatomeenarten dieser Zone sind : *Sceletonema costatum, Nitzschia delicatissima, Chaetoceros curvisetus, Chaetoceros insignis, Asterionella japonica, Nitzschia seriata, Leptocylindrus danicus* und *Nitzschia pungens.*

3. Der Jahreszyklus kann in zwei Perioden geteilt werden. Der Beginn dieser Perioden ist jeweils durch eine gewaltige Vermehrung der Diatomeen gekennzeichnet. Die erste dieser Massenansammlungen findet im Februar statt und betrifft ausschliesslich *Sceletonema costatum* (bis 5 Millionen c/l), welche durch die weniger salzhaltigen Gewässer um die Rhonemündung in die untersuchte Gegend gebracht werden. Die zweite, im September-Oktober beobachtete, ist durch das Vorhandensein von gelösten Salzen in den oberflächlichen Schichten nach dem Bruch der Thermokline bedingt.

4. Der durchschnittliche Diatomeengehalt (80.000 c/l) zeigt, dass diese Gegend des Golfe du Lion eine der reichsten des westlichen Mittelmeeres ist.

5. Detritusmaterial spielt vor allem im Sommer eine wichtige Rolle. In dieser Jahreszeit verursachen die organischen Trümmer eine aussergewöhnliche Erhöhung der Pigmentmannigfaltigkeit.

6. Die lokalen Verhältnisse, vor allem der Salzgehalt, wechseln sehr schnell; man beobachtet deshalb häufig Verschiebungen der Populationen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bernard, F., 1938. Cycle annuel du nannoplancton à Monaco et Banyuls. I. Etude quantitative. *Annls Inst. océanogr., Monaco,* **17** : 349-405.

Bernhard, M. et L. Rampi, 1967. The annual cycle of the " Utermöhl-phytoplankton " in the Ligurian sea in 1959 and 1962. *Publ. Staz. zool. Napoli,* **35** : 137-169.

Bhaud, M., G. Jacques et C. Razouls, 1967. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1965-1966 (Point côtier). *Vie Milieu,* **18** (1-B) : 137-151.

Bucalossi, G., 1960. Etude quantitative des variations du phytoplancton dans la baie d'Alger en fonction du milieu (novembre 1959 à mai 1960). *Bull. Inst. océanogr., Monaco,* **1189** : 40 p.

DANGEARD, P., 1932. Phytoplancton recueilli à Banyuls-sur-Mer. *Arch. Zool. exp. gén.*, **74** (18) : 317-355.

DEVÈZE, L., 1959. Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **25** : 220 p.

HASLE, G.R., 1964. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the groups *Nitzschiella* and *Lanceolatae*. *Skr. norske Vidensk-Aca.*, **16** : 48 p.

HASLE, G.R., 1965. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group *Pseudontzschia*. *Ibid.*, **18** : 45 p.

HASLE, G.R., 1965. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. III. The genus *Fragilariopsis*. *Ibid.*, **21** : 49 p.

HERRERA, J. et R. MARGALEF, 1963. Hidrografia y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellón y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961. *Investigacion pesq.*, **24** : 33-112.

INAGAKI, H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, **18** (1-B) : 153-166.

JACQUES, G., 1967. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). — I - Pigments et populations phytoplanctoniques dans le Golfe du Lion en mars 1966. *Vie Milieu*, **18** (2-B) : 239-272.

JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). II - Cycle des flagellés nanoplanctoniques. *Ibid.*, **19** (1-B) : 17-33.

JACQUES, G., 1968. Floraison « printanière » du phytoplancton à Banyuls (golfe du Lion) en 1968. *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditer.*, sous presse.

LOPEZ, J., 1966. Variacion y regulacion de la forma en el genero *Ceratium*. *Investigacion pesq.*, **30** : 325-427.

MARGALEF, R., 1951. Ciclo anual del fitoplancton marino en la costa NE de la Peninsula Iberica. *Publnes Inst. Biol. apl.*, **8** : 83-118.

MARGALEF, R., 1957. La teoria de la informacion en ecologia. *Mems R. Acad. Cien. Artes, Barcelona*, **32** (13) : 373-449.

MARGALEF, R., 1957. Fitoplancton de las costas de Blanes (Gerona) de agosto de 1952 a junio de 1956. *Investigacion pesq.*, **8** : 89-95.

MARGALEF, R., 1961. Communication of structure in planktonic populations. *Limnol. oceanogr.*, **6** : 124-128.

MARGALEF, R., 1961. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia*, **18** : 155-164.

MARGALEF, R., 1963. El ecosistema pelagico de un area costera del Mediterraneo occidental. *Mem. R. Acad. Cien. Artes, Barcelona*, **35** (1) : 1-48.

MARGALEF, R., 1964. Fitoplancton de las costas de Blanes (provincia de Gerona, Mediterraneo occidental) de julio de 1959 a junio de 1963. *Investigacion pesq.*, **26** : 131-164.

MARGALEF, R., 1967. El ecosistema. *Dans* Fundacion la Salle de Ciencias naturales (éd.). Ecologia marina : monogr. 14, Caracas : 377-453.

MARGALEF, R., 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesion. *Ibid.*, 454-492.

MARGALEF, R. et A. BALLESTER, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Investigacion pesq.*, **31** (1) : 165-182.

MARGALEF, R. et J. CASTELLVI, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967. *Investigacion pesq.*, **31** (3) : 491-502.

MARGALEF, R. et E. MORALES, 1960. Fitoplancton de las costas de Blanes (Gerona), de julio de 1956 a junio de 1959. *Investigacion pesq.*, **16** : 3-31.

MORALES, E., 1956. Fitoplancton de Blanes desde agosto de 1951 hasta julio de 1952. *Investigacion pesq.*, **4** : 47-48.

MOTOMURA, I., 1932. Etude statistique de la population écologique (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, **44** : 379-383.

PAVILLARD, J., 1905. Recherches sur la flore pélagique de l'étang de Thau. Thèse Doc., Fac. Sci. Univ., Paris : 116 p.

PAVILLARD, J., 1909. Sur les Péridiniens du golfe du Lion. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **9** : 277-284.

PAVILLARD, J., 1916. Recherches sur les Diatomées pélagiques du Golfe du Lion. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier*, **5** : 7-62.

PAVILLARD, J., 1937. Les Péridiniens et Diatomées pélagiques de la mer de Monaco de 1907 à 1914. Observations générales et conclusions. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **738** : 56 p.

REIMANN, B.E.F. et J.C. LEWIN, 1964. The Diatom genus *Cylindrotheca* Rabenhorst (with a reconsideration of *Nitzschia closterium*). *J. R. Micr. Soc.*, **83** (3) : 283-296.

SOURNIA, A., 1967. Le genre *Ceratium* (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale. *Vie Milieu*, **18** (2-3-A) : 375-500.

TRAVERS, A., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. I - Etude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellées du Golfe de Marseille. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, **41** : 7-69.

TRAVERS, A., 1965. Microplancton récolté en un point fixe de la Mer Ligure (Bouée-Laboratoire du Comexo) pendant l'année 1964. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, **55** : 11-50.

TRAVERS, M., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. II - Etude quantitative des populations phytoplanctoniques du Golfe de Marseille. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, **41** : 70-139.

Reçu le 7 août 1968.